GENETISCHE VARIABILITÄT BEI CARABIDEN-POPULATIONEN INNER- UND AUSSERSTÄDTISCHER STANDORTE (COLEOPTERA)

Dissertation

zur Erlangung des Grades

eines Doktors der Philosophie

der Philosophischen Fakultät

der Universität des Saarlandes

vorgelegt von

HARTMUT STEINIGER

Dettelbach

Saarbrücken 1978

GENETISCHE VARIABILITÄT BEI CARABIDEN-POPULATIONEN INNER- UND AUSSERSTÄDTISCHER STANDORTE (COLEOPTERA)

Dissertation

zur Erlangung des Grades

eines Doktors der Philosophie

der Philosophischen Fakultät

der Universität des Saarlandes

UNIV. LIBRARY

vorgelegt von

HARTMUT STEINIGER

Dettelbach

Saarbrücken 1978

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Der Dekan: Prof. Dr. L. KÖTTER
Berichterstatter: Prof. Dr. P. MÜLLER
Prof. Dr. J. SCHMITHÜSEN

Tag der letzten Prüfungsleistung: 14.IV.1978

INHALTSVERZEICHNIS Seite

1.	EINLEITUNG	7
2.	MATERIAL UND METHODEN	12
2.1.	Material	12
2.1.1.	Systematik, Ökologie und Verbreitung der untersuchten Arten	12
2.1.1.1.	Die Gattung Carabus LINNE, 1758	14
2.1.1.1.1.	Carabus coriaceus LINNE, 1758	14
2.1.1.1.2.	Carabus violaceus LINNE, 1758	14
2.1.1.1.3.	Carabus auronitens FABRICIUS, 1792	14
2.1.1.1.4.	Carabus problematicus HERBST, 1786	15
2.1.1.1.5.	Carabus nemoralis MÜLLER, 1764	16
2.1.1.2.	Die Gattung Nebria LATREILLE, 1802	17
2.1.1.2.1.	Nebria brevicollis FABRICIUS, 1792	17
2.1.1.3.	Die Gattung Molops BONELLI, 1810	17
2.1.1.3.1.	Molops piceus PANZER, 1793	17
2.1.1.4.	Die Gattung Abax BONELLI, 1810	18
2.1.1.4.1.	Abax parallelepipedus PILLER & MITTERPACHER, 1783	18
2.1.1.4.2.	Abax parallelus DUFTSCHMID, 1812	19
2.1.2.	Die Herkunft der untersuchten Carabidenpopulationen	19
2.1.3.	Fangdaten zum Untersuchungsmaterial	25
2.2.	Methoden - Diskussion und Ergebnisse der Vorversuche	28
2.2.1.	Hämolymphe als Untersuchungs-Medium	28
2.2.2.	Theorie der Elektrophorese	31
2.2.3.	Die Disk-Elektrophorese in vertikalen Polyacrylamidgel-Säulen	33
2.2.3.1.	Theorie	33

		Seite
2.2.3.2.	Geräte	37
2.2.3.3.	Durchführung der elektrophoretischen Trennung	37
2.2.4.	Die Darstellung der Proteine und Enzymproteine	40
2.2.4.1.	Allgemeine Hämolymphproteine	40
2.2.4.2.	Enzyme	41
2.2.4.2.1.	Saure Phosphatase	41
2.2.4.2.2.	Lactat- und Malatdehydrogenase	41
2.2.4.2.3.	Esterase	42
2.2.4.3.	Auswertung der Gelsäulen	44
2.2.4.4.	Nomenklatur und Identifizierung von Isoenzymsystemen	45
2.2.5.	Mathematische Auswertung	47
2.2.5.1.	Berechnung der Allelfrequenzen	47
2.2.5.2.	Berechnung der Heterozygotie-Grade	48
2.2.5.3.	Berechnung der Polymorphismus-Grade	50
2.2.5.4.	Berechnung der intraspezifischen genetischen Distanzen	51
3.	ERGEBNISSE	53
3.1.	Interspezifische Variation	53
3.1.1.	Allgemeine Hämolymphproteine	53
3.1.2.	Esterasen	60
3.2.	Intraspezifische Variation	63
3.2.1.	Die Allelfrequenzen an den Ahp-Loci und ihre geographische Verteilung	63
3.2.1.1.	Carabus violaceus	63
3.2.1.2.	Carabus problematicus	64
3.2.1.3.	Carabus nemoralis	67
3.2.1.4.	Nebria brevicollis	69
3.2.1.5.	Molops piceus	71
3.2.1.6.	Abax parallelepipedus	73
3.2.1.7.	Abax parallelus	74
3.2.2.	Die Allelfrequenzen an den Est-Loci und ihre geographische Verteilung	76

		Seite
3.2.2.1.	Carabus violaceus	76
3.2.2.2.	Carabus problematicus	78
3.2.2.3.	Carabus nemoralis	79
3.2.2.4.	Nebria brevicollis	82
3.2.2.5.	Molops piceus	84
3.2.2.6.	Abax parallelepipedus	85
3.2.2.7.	Abax parallelus	90
3.2.3.	Geographische Variation der Heterozygotie	94
3.2.3.1.	Carabus violaceus	94
3.2.3.2.	Carabus problematicus	95
3.2.3.3.	Carabus nemoralis	96
3.2.3.4.	Nebria brevicollis	97
3.2.3.5.	Molops piceus	98
3.2.3.6.	Abax parallelepipedus	99
3.2.3.7.	Abax parallelus	99
3.2.4.	Geographische Variation des Isoenzym-Polymorphismus	104
3.2.4.1.	Carabus violaceus	104
3.2.4.2.	Carabus problematicus	105
3.2.4.3.	Carabus nemoralis	106
3.2.4.4.	Nebria brevicollis	108
3.2.4.5.	Molops piceus	109
3.2.4.6.	Abax parallelepipedus	110
3.2.4.7.	Abax parallelus	113
3.2.5.	Genetische Identität und Distanz der Populationen	115
3.2.5.1.	Carabus violaceus	115
3.2.5.2.	Carabus problematicus	116
3.2.5.3.	Carabus nemoralis	117
3.2.5.4.	Nebria brevicollis	118
3.2.5.5.	Molops piceus	119
3.2.5.6.	Abax parallelepipedus	120
3.2.5.7.	Abax parallelus	122

		Seite
4.	DISKUSSION	125
5.	ZUSAMMENFASSUNG/SUMMARY	136
6.	LITERATUR	138

1. EINLEITUNG

Die moderne Experimentelle Biogeographie befaßt sich in zunehmendem Maße mit der Darstellung und Begründung von zeitlichen und räumlichen Veränderungen von Arealsystemen. Ein Arealsystem definiert MÜLLER (1976 a) als "ein von der ökologischen Valenz, genetischen Variabilität und Phylogenie von Populationen und der räumlich und zeitlich wechselnden Wirkungsweise abiotischer und biotischer Faktoren bestimmtes adaptives Teilsystem der Biosphäre, das sowohl ökologische als phylogenetische Funktionen besitzt und dessen flächenhafte Ausdehnung durch ein dreidimensionales Verbreitungsgebiet unterschiedlicher Größe und Struktur gekennzeichnet werden kann". Schlüsselfunktion nimmt dabei die Grundeinheit der Ökologie, die Population, ein. Rezent-ökologische und historische Informationen über die Populationen und die von ihnen belebten Räume fließen in Arealsystemen zusammen (MÜLLER, 1977). Veränderungen in der Reaktion von Populationen weisen auf die, diese Veränderungen auslösenden Faktoren, biotischer und abiotischer Natur, hin.

Das trifft in besonderem Maße für Tier- und Pflanzenpopulationen innerhalb urban-industrieller Systeme zu. Die Antworten solcher Populationen auf eine sich verschlechternde Umweltqualität, d.h. entweder eine Adaptation der Population an die veränderten Raumbedingungen oder eine mehr oder weniger schnell erfolgende Extinktion der Population, liefern wichtige Teilinformationen für eine künftige Raumbewertung.

Um solche Teilinformationen sinnvoll zu koordinieren, wird für die gesamte Bundesrepublik Deutschland der Aufbau eines flächendeckenden Informationssystems gefordert, in das sowohl chorologische als auch ökologische und populationsgenetische Kriterien für eine "Populationsprognose" Eingang finden (MÜLLER, 1976 a, b u. c; SUKOPP & MÜLLER, 1976). Die chorologischen, ökologischen und populationsge-

netischen Voraussetzungen müssen jedoch zum größten Teil erst geschaffen werden. Die vorliegende Arbeit soll ein Anfang sein, den populationsgenetischen Teilaspekt dieser Forderung zu erfüllen, indem methodisch gezeigt wird, wie

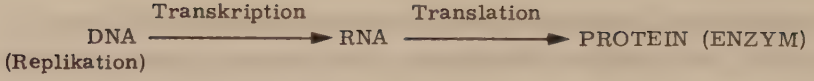
(1) tierpopulationsgenetische Analysen auf der Basis von Allelfrequenzen durchgeführt werden müssen und
(2) sich die Ergebnisse solcher Analysen unter Umständen mit der Heterogenität von Raumfaktoren korrelieren lassen.

DE LATTIN (1967) vertritt die Ansicht, daß streng genommen jede zoogeographische Arbeit eine Betätigung sei, die sich mit der geographischen Verbreitung von Erbstrukturen befasse, seien doch die dem Zoogeographen als Material dienenden Arten, Unterarten und sonstigen systematischen Einheiten in jedem Fall Individuengruppen (= Populationen), die, bei aller erblichen Mannigfaltigkeit, durch den Besitz eines gemeinsamen Bestandes an Erbfaktoren ausgezeichnet sind. DE LATTIN unterscheidet zwischen einer "Allel-Geographie", einer "Chromosomen-Geographie" und einer "Genom-Geographie": "Die Aufgabe der Allel-Geographie ist es, die Verteilung von Allelen eines oder in manchen Fällen auch mehrerer Gen-Loci im Verbreitungsgebiet einer Art oder Subspezies zu studieren. Da das Vorhandensein eines Allels bei einem bestimmten Individuum niemals direkt, sondern nur aus dessen Phänotyp erschließbar ist, ergeben sich bei dieser Arbeit je nach dem Erbgang des zu prüfenden Allels Ungleichheiten."

Mit modernen elektrophoretischen Trennverfahren lassen sich Protein- und Enzymprotein-Systeme darstellen, von denen direkt auf den Allelbestand einer Art bzw. auf die Allelhäufigkeiten von Populationen geschlossen werden kann, ohne deren Erbgang zu kennen, so daß die oben erwähnten Ungleichheiten weitgehend ausgeräumt werden können. Seit Erfindung der relativ primitiven Papierelektrophorese zur Auftrennung biologischer Makromoleküle sind im letzten Jahrzehnt bedeu-

tend verfeinerte, hochauflösende elektrophoretische Trennmethoden mit den verschiedensten Trennmedien (z.B. Cellulose-Azetat oder Polyacrylamid) entwickelt worden, so daß es möglich geworden ist, geringfügige Änderungen in der Aminosäure-Sequenz, d.h. in der Primärstruktur von Proteinen und vor allem von katalytisch wirksamen Enzymproteinen darzustellen. Ähnliche Enzyme, die die gleiche biochemische Reaktion katalysieren, aber durch einen mutativ bedingten Aminosäure-Austausch auseinander hervorgegangen sind, ohne daß eine Auswirkung auf die Funktion des Enzyms feststellbar sein muß, werden nach MARKERT & MØLLER (1959) "isozymes" bzw. "Isoenzyme" genannt. Ein Auftreten von Isoenzymsystemen, d.h. eines biochemischen Polymorphismus, ist bei den meisten elektrophoretisch untersuchten Tier- und Pflanzengruppen festgestellt worden, so z.B. bei Mollusken (z.B. JOHNSON & UTTER, 1973), Lepidopteren (z.B. LAUFER, 1961; JOHNSON & BURNS, 1966; BURNS & JOHNSON, 1971), Dipteren insbesondere bei Drosophiliden (z.B. BECKMAN & JOHNSON, 1964; JOHNSON & DENNISTON, 1964; HUBBY & LEWONTIN, 1966; GILLESPIE & KOJIMA, 1968), bei Fischen (z.B. SICK, 1961; FRYDENBERG, MØLLER, NAEVDAL & SICK, 1965; SICK, 1965 a u. b; KOEHN & RASMUSSEN, 1967; ODENSE, LEUNG, ALLEN &PARKER, 1969; RAINBOTH & WHITT, 1974; WHITT, SHAKLEE & MARKERT, 1975; CHAMPION & WHITT, 1976), Amphibien (z.B. MANWELL, 1966; GUTTMAN, 1967), Reptilien (z.B. GOLDBERG & CATHER, 1963; MANWELL & SCHLESINGER, 1966), Vögeln (z.B. BOEHM & IRWIN, 1970), Säugetieren (z.B. SYNER & GOODMAN, 1966; RASMUSSEN & JENSEN, 1971; HRDY, BAENICOT & ALPER, 1975; NADLER, DEUTSCH & LAY, 1976), bei menschlichen Populationen (z.B. HARRIS, HOPKINSON & LUFFMAN, 1968; HARRIS, 1969) oder bei Pflanzen (z.B. SAKAI, MIYAZAKI & MATSUURA, 1971; MEJNARTOWICZ & BERGMANN, 1975).

Da Proteine und Enzymproteine nach dem Schema



in unmittelbarer Beziehung zu den sie kontrollierenden Genen bzw. Allelen stehen, läßt sich von einem aufgezeigten biochemischen Polymorphismus meist direkt auf einen genetischen Polymorphismus schließen. Den klassischen Beweis für eine solche Theorie liefert das Phänomen der Sichelzellenanämie beim Menschen (z. B. ALLISON, 1964; WILSON & BOSSERT, 1973; DARGEL, 1977), sowie eine Vielzahl weiterer publizierter Ergebnisse (z.B. ALLEN, 1961; SCHWARTZ, 1962; YOSHITAKE, 1963; SHAW & BARTO, 1963; PETRAS, 1963; WRIGHT, 1963; KRAUS & NEELY, 1964; ALLEN, 1965; VAN ASPEREN, VAN MAZIJK & OPPENOORTH, 1965; MAC INTYRE, 1966; COURTRIGHT, IMBERSKI & URSPRUNG, 1966; ALLEN, 1968; SCANDALIOS, 1969; WHITT, 1970; WHITT, CHILDERS & WHEAT, 1971; WRIGHT, 1971; SCANDALIOS & CAMPEAU, 1972; DAY & CLAYTON, 1972; NIELSEN & SCANDALIOS, 1974; SCANDALIOS, SORENSON & OTT, 1975).

Das Auftreten von Isoenzymsystemen macht deutlich, daß sich zwei oder mehrere Allele an demselben Genlocus in einer Population eine unbegrenzte Zeitspanne nebeneinander im Gleichgewicht halten können, ohne sich gegenseitig auszuschalten. Dieser Zustand wird "Balancierter Polymorphismus" genannt. Der Grund, warum sich ein solcher Gleichgewichtszustand längere Zeit halten kann, ist wohl in erster Linie der Überlegenheit der Heterozygoten zuzusprechen. In dieser Arbeit werden daher aus den berechneten Allelfrequenzen, die den "genpool" einer Population am allerbesten charakterisieren, neben Berechnungen, die den Grad des genetischen Polymorphismus mathematisch anschaulich machen sollen, auch Berechnungen angestellt werden, die die Überlegenheit der Heterozygoten verdeutlichen.

Als Untersuchungsmaterial dienen Populationen verschiedener Carabi-

den-Arten der Gattungen Carabus, Nebria, Molops und Abax aus inner- und außerstädtischen Standorten (Verdichtungsraum Saarbrücken, sowie Waldstandorte in Rheinland-Pfalz, Baden-Württemberg, Nordbayern, im Saarland, im Elsaß und in Burgund). Obwohl mit Ausnahme der Isolierung enzymatischer Explosionskatalysatoren bei Brachynus- und Aptinus-Arten (SCHILDKNECHT, MASCHWITZ & MASCHWITZ, 1968) keinerlei elektrophoretische Untersuchungen an Carabiden aus der Literatur bekannt geworden sind, wurde gerade diese Tiergruppe als "Bioindikator" gewählt. Die Vertreter der Käferfamilie Carabidae sind zwar in ihrem Körperbau recht homogen und lassen weder makro- noch mikromorphologisch besonders viele Anpassungen an ihre Habitate erkennen (THIELE, 1974), sie stellen jedoch eine der größten Insektenfamilien (ca. 25 000 Arten) der Erde dar und müssen zu den phylogenetisch besonders erfolgreichen Tiergruppen gerechnet werden, die die verschiedensten Lebensräume erobern konnten. Im Vergleich zu anderen Coleopterenfamilien zeichnen sich Carabiden außerdem durch besonders hohe Chromosomenzahlen aus (SMITH, 1950). Die im folgenden untersuchten neun bodenbewohnenden Arten sind zum Teil euryök, zum Teil stenök (REIS, 1975; MÜLLER, NAGEL, KLOMANN, REIS & SCHÄFER, 1975), nachtaktiv, standorttreu und scheinbar durch eine hervorragende, genetisch gesteuerte Adaptationsfähigkeit in der Lage, sich auch in stark anthropogen veränderten Biotopen zu behaupten.

Ich möchte mich bei all denjenigen bedanken, die mir während der Arbeiten halfen, ganz besonders bei Herrn Prof. Dr. P. MÜLLER für die großzügige Unterstützung.
Frl. E. KREIS danke ich für die Anfertigung der Abbildungen und Herrn Prof. Dr. F. LEIBENGUTH vom Institut für Genetik der Universität des Saarlandes für die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

Der Zentralen Forschungskommission der Universität des Saarlandes unter dem Vorsitz von Herrn Prof. Dr. R. BERGER danke ich für die Bewilligung von Zusatzgeräten.

2. MATERIAL UND METHODEN

2.1. MATERIAL

2.1.1. SYSTEMATIK, ÖKOLOGIE UND VERBREITUNG DER UNTERSUCHTEN ARTEN

Die Laufkäfer (Carabidae) werden der Unterordnung Adephaga (Fleischfresser) zugeordnet. Für Mitteleuropa sind etwa 500 Arten beschrieben. Diese leben - bis auf wenige Ausnahmen - terrestrisch und sind in der Mehrzahl fluguntüchtig, was ihrer Raumdurchdringung im Gegensatz zu anderen fluggewandten Coleopterenfamilien (z. B. Geotrupiden) Schranken setzt. Das erklärt das häufig beobachtete Fehlen einiger Carabiden-Arten selbst in geeigneten großräumigen Biotopen (RÖBER & SCHMIDT, 1949). So fehlt beispielsweise in verschiedenen Waldbiotopen um Wiedenbrück/Westfalen die euryöke Art Abax parallelepipedus, obwohl sie in nahezu allen Waldgesellschaften in großer Individuendichte auftritt (REHAGE, 1972).

Die für die Untersuchungen herangezogenen neun Arten sind typische nachtaktive Waldcarabiden, deren Vorkommen in enger Beziehung zu den der Tages- und Jahresrhythmik unterworfenen mikroklimatischen Voraussetzungen, also zu abiotischen Faktoren, ihrer Habitate stehen (THIELE, 1977). Die ungemein differenzierte Adaptation an die verschiedenartigsten Kleinhabitate geht so weit, daß physiologische Differenzierungen von Populationen größer sind als morphologische. Man kann daher von einer physiologischen Speziation sprechen, die der morphologischen vorangeht. "Die Carabiden-Arten sind in ihren physiologischen Ansprüchen und in ihrem Verhalten außerordentlich vielfältig an ihre Biotope angepaßt. Nicht nur einer oder einige wenige Faktoren bestimmen die Bindung an den Lebensraum. Die Anpassung einer Art an ihren Biotop erscheint damit als ein Vorgang, dessen

erste Schritte mindestens ebenso sehr in einer Veränderung der ökologischen Ansprüche und des Verhaltens zu sehen sind wie in der morphologischen Differenzierung." (THIELE, 1968)

Die untersuchten neun Carabiden-Arten gehören drei verschiedenen Entwicklungstypen an (VAN DER DRIFT, 1959):

(a) Frühlingstiere mit Sommerlarven ("Their larvae occur in summer and emergence takes place in late summer and autumn."),

(b) Herbsttiere mit Winterlarven ("Their larvae live in autumn, winter and spring and emergence occurs in early summer."),

(c) Arten mit instabilen Überwinterungsverhältnissen.

Unter den neun Arten kommen stenöke Waldtiere, d.h. Arten, die kühlfeuchte Laubwälder aus der pflanzensoziologischen Ordnung der Fagetalia bevorzugen (THIELE, 1964 a) und euryöke Waldtiere vor. THIELE (1964 b) teilt die letzteren in zwei Gruppen ein:

Gruppe I: euryöke Waldarten, die in Wäldern aller Typen zu leben vermögen, insbesondere auch in den wärmeren und trokkeneren bodensauren Waldtypen (z.B. Fageto-Quercetum oder Querceto-Betuletum)

Gruppe II: euryöke Waldarten, die kleinere Gehölze und Gebüsche bevorzugen und auch in Feldrandbereiche eindringen.

Die Nahrung der Carabiden setzt sich aus den verschiedensten Arten der bodenbewohnenden Tierwelt zusammen: Larven und Imagines von Coleopteren, Larven von Dipteren, Raupen und Lepidopteren, Collembolen, Milben, Spinnen und Schnecken (KOEHLER, 1977).

Nachfolgend werden die neun von mir untersuchten Carabidenarten, ihre Systematik, Ökologie und Verbreitung vorgestellt. Die systematische Einordnung geschieht nach FREUDE, HARDE & LOHSE (1976). Sie teilen die Carabiden von Mitteleuropa in 38 Unterfamilien mit 87 Gattungen ein.

2.1.1.1. DIE GATTUNG Carabus LINNE, 1758

Diese Gattung ist holarktisch verbreitet und stellt die 4. Gattung im System dar. Sie gehört zur 2. Unterfamilie Carabinae.

2.1.1.1.1. Carabus coriaceus LINNE, 1758

Der Lederlaufkäfer ist eine euromediterrane Waldart der Ebene und der Mittelgebirge, über deren ökologische Valenz sich die verschiedenen Autoren noch uneins sind. So bezeichnet THIELE (1964 a) C. coriaceus "ihrer Gesamtverbreitung nach als euryökes Waldtier", während TIETZE (1977) die Art für eine stenöke Waldart hält, deren Verbreitungsschwerpunkt in den wärmebegünstigten Traubeneichen-Hainbuchen-Wäldern liegt. Die Art gilt als "Herbsttier" (LAUTERBACH, 1964; THIELE & KOLBE, 1962). Für die Untersuchung konnten nicht genügend viele Exemplare gefangen werden, um für populationsgenetische Berechnungen herangezogen zu werden. Das elektrophoretisch untersuchte Material aus dem Saarland und aus Unterfranken gehört der Nominat-Unterart an (BREUNING, 1932).

2.1.1.1.2. Carabus violaceus LINNE, 1758

C. violaceus ist in Mitteleuropa weit verbreitet. Die Art gilt nach REIS (1975) als euryöke Waldart und ist ein Herbsttier mit Larven im Herbst, Winter und Frühling (VAN DER DRIFT, 1959). Die vier untersuchten Populationen aus dem Saarland und aus Rheinland-Pfalz gehören der ssp. purpurascens FABRICIUS, 1792 an (BREUNING, 1932).

2.1.1.1.3. Carabus auronitens FABRICIUS, 1792

C. auronitens stellt eine mitteleuropäisch-montane, stenöke Waldart dar, die ihren Verbreitungsschwerpunkt in der Buchen- und Fichtenstufe der mitteleuropäischen Gebirge hat (TIETZE, 1977). Sie gilt als Frühlingstier mit einem Larvenstadium im Sommer (LAUTERBACH,

1964). In den ausgewählten innerstädtischen Waldinseln von Saarbrücken konnten keinerlei Tiere gefangen werden. Untersucht wurden nur Individuen von Populationen aus Saarburg (Rheinland-Pfalz) und aus Grub (Fichtelgebirge), die beide der Nominat-Unterart zuzuordnen sind (BREUNING, 1932). Populationsgenetische Berechnungen konnten aus Mangel an umfangreichem Material nicht durchgeführt werden.

2.1.1.1.4. Carabus problematicus HERBST, 1786

C. problematicus ist eine nord-, west- und mitteleuropäische Art, die ihren Verbreitungsschwerpunkt in Westeuropa hat und bis in alpine Regionen hinaufsteigt (TIETZE, 1977). THIELE (1964b) rechnet sie zu den euryöken Waldarten der Gruppe I, die Wälder, Hecken und Gebüsche aller Typen zu besiedeln imstande ist. BLUMENTHAL & NÜSSLER (1967) beobachteten die Art in Fichtenhochwäldern mit Moospolstern, genau so wie in Mischwäldern, reinen Buchenwäldern oder auf Moorwiesen. Am Kyffhäuser soll die Art sogar ein Bewohner der Steppenheide sein.

Die Autoren heben hervor, daß die Art "besonders bodenständig" sei: "Sie wird oftmals noch nach 50 Jahren in Gebieten angetroffen, in denen durch Kultivierungsmaßnahmen erhebliche Veränderungen der Biotope erfolgten. Auch die vollständige Vernichtung der ursprünglichen Walddecke konnte die Art nicht zum Verlassen des besiedelten Areals bewegen."

C. problematicus zählt zu den Arten mit instabilen Überwinterungsverhältnissen. Bei einem Vergleich der Hauptfangzeiten in Schweden, Dänemark und den Niederlanden zeigten sich Unterschiede (VAN DER DRIFT, 1959): "C. problematicus has summer larvae in Sweden and in Denmark and has winter larvae in the Netherlands. It is suggested that this is an adjustment to the adverse winter conditions in northern latitudes." Eigene Fangergebnisse im Saarland (Saarbrücken), in Baden-Württemberg (Neckargemünd) und im Fichtelgebirge (Grub) können das Phänomen ergänzen. Obwohl die Art nahezu das ganze Jahr über gefangen werden konnte, gab es für die Populationen im westlichen Teil

Mitteleuropas eindeutig Schwerpunkte im Herbst und Winter (die Art war noch im Dezember 1976 und im Januar 1977 häufig in den Saarbrücker Wäldern anzutreffen), während im östlichen, kühleren Fichtelgebirge die Hauptaktivität in die Sommermonate (besonders Juli) fiel.

Für C. problematicus sind von Carabiden-Sammlern eine verwirrende Anzahl von Formen für den mitteleuropäischen Raum beschrieben worden, die über die ternäre Nomenklatur hinausgehen. Nach BLUMENTHAL & NÜSSLER (1967) müßte das westliche Untersuchungsmaterial aus dem Saarland und aus Baden-Württemberg zu Carabus problematicus gallicus belgicus LAPOUGE, 1913, das östliche aus dem Fichtelgebirge zu Carabus problematicus problematicus obenbergerianus BREUNING, 1927, gehören. BREUNING (1932) selbst hält allerdings "obenbergerianus" für eine Unterart (ternäre Nomenklatur) und ordnet die westeuropäischen Populationen der ssp. gallicus GEHIN ein.

2.1.1.1.5. Carabus nemoralis MÜLLER, 1764

C. nemoralis ist eine euryöke Waldart der Gruppe I (THIELE, 1964 b) mit einem sehr breiten Verbreitungsspektrum. Sie besiedelt sowohl Laub- und Nadelwälder als auch offene Vegetationseinheiten mit ausreichenden Bodenfeuchteverhältnissen und dichter Vegetation (TIETZE, 1977). Das Vorkommen der Nominat-Unterart deckt sich bis auf eine Ausnahme im Bereich der Pyrenäen mit dem der Art: ganz Europa mit Ausnahme des äußersten Nordens und der mediterranen Bereiche (BREUNING, 1932). Trotz der morphologischen Gleichförmigkeit über weite Gebiete sind gerade bei dieser Art Populationen mit ausgesprochen vielfältigen physiologischen Ansprüchen und Verhalten anzunehmen (THIELE, 1968).

C. nemoralis wird von allen Autoren als typisches Frühlingstier angesehen (z. B. VAN DER DRIFT, 1959). Eigene Fangdaten im Saarbrücker Raum zufolge, konnten beinahe das ganze Jahr über Imagines gefangen werden; der Schwerpunkt der Fänge lag jedoch eindeutig in den Monaten Oktober, November, Dezember, Februar und März.

2.1.1.2. DIE GATTUNG Nebria LATREILLE, 1802

Die Gattung Nebria stellt die 7. Gattung im System der Carabiden dar und ist der 7. Unterfamilie Nebriinae eingeordnet. Einige Vertreter dieser Gattung sind flugfähig. Dies gilt auch für die einzige hier untersuchte Art.

2.1.1.2.1. Nebria brevicollis FABRICIUS, 1792

Diese Art ist in fast allen Teilen Europas, in Kleinasien, vom Kaukasus bis zum Kaspischen Meer, verbreitet. Nach der Einteilung von THIELE (1964 b) ist sie eine euryöke Waldart der Gruppe II, die nach WILLIAMS (1959) für feuchte Wälder mit Laubstreu charakteristisch ist: "N. brevicollis is essentially a woodland species associated with the litter of deciduous trees where the soil moisture is high." TIETZE (1977) weist auf ein höheres Wärmebedürfnis im Gegensatz zu vielen anderen Waldarten hin. Die Art ist nach LAUTERBACH (1964) ein "Herbsttier". Das Untersuchungsmaterial aus dem Verdichtungsraum Saarbrücken und aus Rheinland-Pfalz gehört zur Nominat-Unterart.

2.1.1.3. DIE GATTUNG Molops BONELLI, 1810

Diese Gattung steht systematisch zwischen den Gattungen Pterostichus BONELLI, 1810, und Abax BONELLI, 1810. Sie stellt die 52. Gattung dar und gehört zur 22. Unterfamilie Pterostichinae. Die Gattung ist europäisch, die östlich nur bis zu den Karpaten verbreitet ist.

2.1.1.3.1. Molops piceus PANZER, 1793

Diese Art ist von Frankreich bis Kleinasien verbreitet. Nach THIELE & KOLBE (1962) und THIELE (1964 a u. b) handelt es sich bei ihr um eine stenöke Waldart, die als mitteleuropäische Differentialart der Fagetalia gilt, d.h. die Art benötigt wohlausgebildete Waldgebiete mit kühlfeuchtem Klima; aus kleineren Gehölzen sind nur vereinzelte Exemplare bekannt geworden. Die Art ist ein Frühlingstier, das sich im Frühjahr

fortpflanzt. Die untersuchten sechs Populationen aus dem Saarland, aus Burgund und aus Nordbayern gehören der Nominat-Unterart an.

2.1.1.4. DIE GATTUNG Abax BONELLI, 1810

Die Gattung Abax ist ein europäisches Genus und wahrscheinlich erst inter- und postglazial zur Entfaltung gelangt. Sie steht der Gattung Molops sehr nahe, gehört wie diese zur Unterfamilie Pterostichinae und stellt die 53. Gattung im System dar.

2.1.1.4.1. Abax parallelepipedus PILLER & MITTERPACHER, 1783

Der Artname "parallelepipedus" ist gegenüber "ater VILLIERS, 1789" eindeutig prioritätsberechtigt.
A. parallelepipedus ist eine mittel- und südeuropäische Art. Nach THIELE (1964 b) zählt sie zu den euryöken Waldtieren der Gruppe I. Die Art hat eine große Besiedlungsdichte und Konkurrenzfähigkeit, so daß sie in allen Laub-, Misch- und Nadelwäldern auftritt. Der Verbreitungsschwerpunkt scheint aber in den Fagetalia zu liegen. Zu Trockenheit neigende Standorte werden zumindest schwächer besiedelt (TIETZE, 1977). Einer Untersuchung von AMIET (1968) über die nach der ssp. contractus benannten Entomocoenose Abacetum contracti zufolge, scheint die Art des Baumbestandes auf die Zusammensetzung der Coenose wenig Einfluß zu haben. Vielmehr spielen klimatische Bedingungen die wichtigste Rolle.

A. parallelepipedus zählt zu den Arten mit instabilen Überwinterungsverhältnissen (VAN DER DRIFT, 1959; LAUTERBACH, 1964) und nach THIELE (1971) zu den Arten mit potentiell dormanzfreier Entwicklung. Eine experimentell nachgewiesene weitgehende Unabhängigkeit der Entwicklung von der Temperatur ermöglicht starke Verschiebungen der Fortpflanzungsrhythmik. "Im Gegensatz zu den meisten anderen Carabiden erscheint daher das Bild der jahreszeitlichen Aktivitätsverteilung bei Abax ater extrem plastisch."
A. parallelepipedus konnte in fast allen aufgesuchten Biotopen gefan-

gen werden, so daß umfangreiches Material von 16 Populationen aus dem Saarland, aus dem Elsaß, aus Burgund, aus Rheinland-Pfalz, Baden-Württemberg und Nordbayern für die Untersuchungen herangezogen werden konnte. Alle Populationen gehören zur Nominat-Unterart.

2.1.1.4.2. Abax parallelus DUFTSCHMID, 1812

A. parallelus ist eine west- und mitteleuropäische Art. Ähnlich wie Molops piceus gilt sie als typisch stenöke Differentialart der Fagetalia, mit einer besonderen Bevorzugung der Traubeneichen-Hainbuchen-Gebüsche. Im Gegensatz zu A. parallelepipedus besitzt A. parallelus eine obligatorische Dormanz und ist ein Frühlingstier. Die Art konnte bis auf fünf Ausnahmen in allen untersuchten Biotopen gemeinsam mit A. parallelepipedus gefangen werden, unter anderem auch in den innerstädtischen Waldinseln von Saarbrücken, was eher auf Euryökie und weniger auf Stenökie der Art hinweisen würde.

Alle 11 untersuchten Populationen gehören zur Nominat-Unterart.

2.1.2. DIE HERKUNFT DER UNTERSUCHTEN CARABIDENPOPULATIONEN

Die Aufgabenstellung verlangte einen populationsgenetischen Vergleich zwischen Populationen urbaner und naturnaher Ökosysteme. Für ein urbanes Ökosystem bot sich der Verdichtungsraum Saarbrücken als Untersuchungsgebiet an, da für Carabiden geeignete Waldbiotope unmittelbar im Stadtgebiet einer Großstadt in Anzahl vorhanden sind. Es wurden hier Populationen sechs verschiedener Standorte untersucht. Um eine Beziehung zur Immissionsbelastung herzustellen, wurde die Lage der Standorte mit der Karte der Flechtenzonierung im Stadtgebiet von Saarbrücken (THOME, 1976) verglichen (s. Abb.1). Vier der Standorte liegen im Bereich der Inneren Kampfzone bzw.

Abb. 1: Standortverteilung im Stadtgebiet von Saarbrücken (Abkürzungen und Erläuterungen im Text)

hart an der Grenze von Innerer Kampfzone zur Flechtenwüste, d.h. im Bereich stärkster Immissionsbelastung. Die beiden anderen Standorte liegen im Bereich der Mittleren bzw. der Äußeren Kampfzone. Eine Reinluftzone ist für das Stadtgebiet von Saarbrücken nicht nachgewiesen (THOME, 1976). Alle Standorte liegen auf Buntsandstein und lassen sich pflanzensoziologisch der Ordnung der Fagetalia eingliedern. Als Vergleichsbasis für die Populationen dieser sechs Standorte, wurden Populationen von zehn weiteren Standorten untersucht. Die Fundorte sind aus Abb. 2 zu ersehen. Sie liegen mehr oder weniger gleichmäßig verstreut auf einem etwa 100 km breiten Kreisring-Segment, das sich vom Plateau de Langres über das Plateau Lorrain, das Saar-Nahe-Bergland zum Pfälzer Wald und den mit ihm

Abb. 2: Verteilung der untersuchten Carabidenpopulationen in Mitteleuropa (Abkürzungen s. Text)

in Verbindung stehenden Buntsandstein-Vogesen, und östlich des Rheins im Odenwald, im fränkischen Schichtstufenland, in der Fränkischen Alb und im Fichtelgebirge seine Fortsetzung findet. Der Bogen spannt sich also vorwiegend über den südlichen Teil der deutschen Mittelgebirgszone, der in erster Linie von mesozoischen Schichten aus der Trias - Buntsandstein, Muschelkalk und Keuper - und dem Jura bestimmt werden.

Für die Untersuchungen wurde Material von folgenden Fundorten verwendet. Die in Klammer stehenden Buchstaben stellen die in den Abbildungen und Tabellen verwendeten Abkürzungen der Fundort-Namen dar.

(1) SAARBRÜCKEN, Schanzenberg, 200 m (SB-Scha)
Die Lebendfallen befanden sich am Fuß des Nordhangs des

Schanzenbergs, im Südwesten der Stadt gelegen, nur wenige Meter vom Messegelände getrennt und knapp 3 km vom Stadtzentrum (Rathaus) entfernt. Der Biotop liegt im Grenzbereich von Innerer Flechten-Kampfzone zur Flechtenwüste in der Talaue der Saar unmittelbar gegenüber der Burbacher Hütte.

(2) SAARBRÜCKEN, Kaninchenberg, 200 m (SB-Kb)
Der Biotop liegt östlich des Stadtzentrums (ca. 2 km vom Rathaus). Eines der größten Produzenten von Rauch- und Staubimmissionen, das Fernheizwerk, ist knapp 1 km, die Burbacher Hütte ca. 5 km und die Halberger Hütte 1,5 km entfernt. Die Fallen befanden sich am Südwestfuß des Kaninchenbergs, der eine isolierte Kuppe des Saarbrücken-Kirkeler Waldes am Rand der Saarbrücker Talweitung (SCHNEIDER, 1972) darstellt, ebenfalls im Grenzbereich von Innerer Kampfzone zur Flechtenwüste.

(3) SAARBRÜCKEN, Alter Friedhof St. Johann, 200 m (SB-St.J)
Dieser Fundort liegt ca. 1 km vom Stadtzentrum (Rathaus) entfernt im Bereich der Saarbrücker Talweitung und in der Inneren Kampfzone. Die Fallen befanden sich auf der Westseite der Parkanlage.

(4) SAARBRÜCKEN, Jägersfreude, 220 m (SB-Jf)
Dieser am Talausgang des Sulzbachtales im Norden der Stadt gelegene Fundplatz befindet sich im Bereich der Inneren Kampfzone, ca. 2 km vom Zentrum entfernt, direkt an der stark befahrenen Landstraße nach Dudweiler, unterhalb der Johannisbrücke (Autobahnzubringer) und nahe des Güterbahnhofs Saarbrücken. Auf der gegenüberliegenden Seite des verrohrten Sulzbaches befindet sich die Grube Jägersfreude, die ihre Förderung eingestellt hat. Der Biotop gehört zur naturräumlichen Einheit des Saarkohlenwaldes (SCHNEIDER, 1972).

(5) SAARBRÜCKEN, Jägerheim, 260 m (SB-Jh)
Dieser am Fuß des Schwarzenbergs (s. Abb.1) nahe der Universität gelegene Biotop befindet sich im Grenzbereich von Saarkohlenwald und Saarbrücken-Kirkeler Wald (SCHNEIDER, 1972) im Bereich der Mittleren Flechten-Kampfzone.

(6) SAARBRÜCKEN, Schwarzenberg, 370 m (SB-Schw)
Der Schwarzenberg gehört zur naturräumlichen Einheit des Saarbrücken-Kirkeler Waldes und bildet dessen Westrand. Der Fangplatz liegt ca. 200 m östlich des Aussichtsturms und im Bereich der - für das Stadtgebiet von Saarbrücken seltenen - Äußeren Kampfzone (THOME, 1976).

(7) HOMBURG-ERBACH, Lindenweihertal, 250 m (HOM)
Der Biotop liegt im Homburger Becken, das zur St. Ingberter-Kaiserslauterner Senke gehört (SCHNEIDER, 1972). Er liegt auf einer Terrassenplatte, die aus Buntsandstein aufgebaut ist und Reste von Traubeneichen-Buchenwald, mit Kiefern durchsetzt, aufweist. Der relativ "naturnahe" Biotop erwies sich bezüglich der Carabidenfauna als äußerst arten- und individuenarm.

(8) KAISERSLAUTERN, Dreieckstein, 340 m (KL)
Dieser naturnahe Biotop liegt in einem mit Kiefern und Heidelbeerbüschen durchsetzten Fagetum auf Buntsandstein inmitten des Stadtwaldes von Kaiserslautern oberhalb des Bremerhofs.

(9) SAARBURG, Lohbachtal, 210 m (SAB)
Der Fundort liegt ca. 3 km westlich des Städtchens Saarburg (Rheinland-Pfalz), noch im Bereich des devonischen Hunsrückschiefers. Etwa 1 km weiter westlich und südwestlich treten die mesozoischen Schichten des Buntsandsteines zutage. Die Fallen befanden sich in einem feuchten Rotbuchen-Bestand, der mit

wenigen Kiefern durchsetzt ist.

(10) BOUSSENOIS, Bois d'Occey, 340 m (BOU)
Dieser Biotop liegt am Ostrand des kalkigen Plateau de Langres im Nordosten des Département Côte-d'Or auf halber Strecke zwischen Occey und Boussenois. Die Fallen befanden sich am Rand eines Flaumeichen-Hainbuchen-Waldes.

(11) WINGEN-SUR-MODER, Heideneck, 350 m (WSM)
Der Ort liegt im Bereich des Buntsandstein-Waldgebietes der Nordvogesen, die mit dem Pfälzer Wald zusammenhängen. Der Biotop gleicht sehr dem von Kaiserslautern: Rotbuchen und Kiefern sind bestandsbildend. Wingen-sur-Moder liegt im Norden des elsässischen Département Bas-Rhin.

(12) NECKARGEMÜND, Todtenkopf, 180 m (N'GEM)
Dieser Rotbuchenwald-Biotop liegt am Westhang des Todtenkopfes im Bereich des kleinen Odenwaldes, der durch den Neckar vom Hauptgebirgskörper getrennt ist, auf Buntsandstein.

(13) WÜRZBURG-HÖCHBERG, Zeller Wald, 310 m (WÜ)
Diese Fangstelle befindet sich in einem reinen Rotbuchenbestand südlich des Zeller Main-Knies auf den Schichten des Oberen Muschelkalkes (RUTTE, 1957). Er erwies sich als äußerst arten- und individuenreich.

(14) HELLMITZHEIM, Spitzsee, 300 m (HEL)
Der Biotop im unterfränkischen Steigerwald liegt im Bereich des Mittleren Keupers, der hier als Gipskeuper abgebaut wird (RUTTE, 1957). Die Fallen befanden sich in einem typischen Eichen-Hainbuchen-Wald.

(15) BRÜCKLEIN, Buchleitenberg, 360 m (BRKL)
Dieser Biotop befindet sich östlich der Höhenzüge des Fränki-

schen Juras (Fränkische Schweiz), ca. 10 km südlich von Kulmbach zwischen Rotem und Weißem Main. Rotbuchenbestände mit eingestreuten Kiefern und Fichten sind bestandsbildend.

(16) GRUB bei WEISSENSTADT, Hohenstein, 630 m (GRUB)
Dieser Sammelort liegt in der Wunsiedler Senke, die hufeisenförmig von den granitenen Höhenzügen des Fichtelgebirges (Großer Kornberg, Großer Waldstein im Norden, Schneeberg und Ochsenkopf im Westen, sowie die Kösseine im Süden) umschlossen wird. Die Fallen befanden sich in einem Fichtenforst mit starker Nadelstreu-Schicht, auf der 1 - 2 m hohe Granitblöcke verstreut lagen.

2.3.1. FANGDATEN ZUM UNTERSUCHUNGSMATERIAL

Das Untersuchungsmaterial wurde von Februar 1976 bis August 1977 mit Lebendfallen, d.h. Barberfallen ohne Konservierungsflüssigkeit, gefangen. Einige Individuen wurden auch gesammelt, indem im Erdreich gegraben wurde oder Steine gewendet wurden. Bis auf wenige Ausnahmen wurden nur die bedeutend häufigeren ♂♂ für die Untersuchung verwendet, um gegebenenfalls auftretende Geschlechtsspezifität zu umgehen. Allerdings tritt bei Hämolymphproteinen von Arthropoden normalerweise kein biochemischer Sexualdimorphismus auf (z.B. HUDSON, 1966).

Carabus coriaceus LINNE, 1758: 2 ♂♂ , 1 ♀ Saarbrücken, Schanzenberg, XI. 1976; 2 ♂♂ Würzburg-Höchberg, Zeller Wald, V. 1977.

Carabus violaceus purpurascens FABRICIUS, 1792: 8 ♂♂ Saarbrücken, Jägersfreude, VI. 1976 und VI./VII. 1977; 13 ♂♂ Saarbrücken, Jägerheim, VI. 1976 und VI./VII. 1977; 9 ♂♂ Saarburg, Lohbachtal, VI./VII. 1977; 9 ♂♂ Kaiserslautern, Dreieckstein, VI.-VIII. 1977.

Carabus auronitens FABRICIUS, 1792: 6 ♂♂ Saarburg, Lohbachtal, VI. 1977; 5 ♂♂ , 2 ♀♀ Grub, Hohenstein, VII. 1977.

Carabus problematicus problematicus HERBST, 1786: 17 ♂♂ Grub, Hohenstein, VII. 1977.

Carabus problematicus gallicus GEHIN, 1885: 25 ♂♂ Saarbrücken, Schanzenberg, X.-XII. 1976; II.-IV. 1977; 34 ♂♂ Saarbrücken, Kaninchenberg, II.-IV. 1976; X. 1976-I. 1977; 13 ♂♂ Saarbrükken, Jägersfreude, XI./XII. 1976; II.-IV. 1977; 41 ♂♂ Saarbrücken, Jägerheim, II.-IV. 1976; X. 1976-II. 1977; II.-VI. 1977; 37 ♂♂ Saarbrücken, Schwarzenberg, IX.-XI. 1976, III.-VII. 1977; 16 ♂♂ Neckargemünd, Todtenkopf, V./VI. 1977.

Carabus nemoralis MÜLLER, 1764: 14 ♂♂ Saarbrücken, Schanzenberg, III./IV. 1976; X./XI. 1976; III.-V. 1977; 9 ♂♂ Saarbrükken, Kaninchenberg, II-IV. 1976; XI./XII. 1976; 13 ♂♂ Saarbrücken, Jägersfreude, II.-IV. 1977; 18 ♂♂ Saarbrücken, Jägerheim, II./III. 1976; X. 1976- V. 1977; 7 ♂♂ Saarbrücken, Schwarzenberg, III.-V. 1977.

Nebria brevicollis FABRICIUS, 1792: 16 ♂♂ u. ♀♀ Saarbrücken, Kaninchenberg, V. 1976; 16 ♂♂ u. ♀♀ Saarbrücken, Jägerheim, V. 1976; VI./VII. 1977; 16 ♂♂ u. ♀♀ Saarbrücken, Schwarzenberg, V. 1976; V./VI. 1977; 14 ♂♂ u. ♀♀ Saarburg, Lohbachtal, V./VI. 1977; 8 ♂♂ u. ♀♀ Kaiserslautern, Dreieckstein, V.-VII. 1977.

Molops piceus PANZER, 1793: 13 ♂♂ Saarbrücken, Schanzenberg, IV./V. 1976; IV./V. 1977; 8 ♂♂ Saarbrücken, Jägersfreude, IV./V. 1977; 16 ♂♂ Saarbrücken, Schwarzenberg, V. 1976; IV./V. 1977; 10 ♂♂ Boussenois, Bois d'Occey, IV. 1977; 12 ♂♂ Würzburg-Höchberg, Zeller Wald, V. 1977; 16 ♂♂ Hellmitzheim, Spitzsee, V. 1977.

Abax parallelepipedus PILLER & MITTERPACHER, 1783: 9 ♂♂ Saarbrücken, Alter Friedhof St. Johann, VI./VII. 1977; 18 ♂♂ Saarbrücken, Schanzenberg, III./IV. 1976; IV./V. 1977; 23 ♂♂ Saarbrücken, Kaninchenberg, III./IV. 1976; X./XI. 1976; 21 ♂♂ Saarbrücken, Jägersfreude, X./XI. 1976; III.-VI. 1977; 27 ♂♂ Saarbrücken, Jägerheim, III.-V. 1976; XI. 1976; IV.-VII. 1977; 32 ♂♂ Saarbrücken, Schwarzenberg, X./XI. 1976; IV.-VI. 1977; 11 ♂♂ Boussenois, Bois d'Occey, IV. 1977; 7 ♂♂ Wingen-sur-Moder, Heideneck, V./VI. 1977; 8 ♂♂ Saarburg, Lohbachtal, VI./VII. 1977; 3 ♂♂ Homburg-Erbach, Lindenweihertal, V./VI. 1977; 12 ♂♂ Kaiserslautern, Dreieckstein, V.-VIII. 1977; 8 ♂♂ Neckargemünd, Todtenkopf, V./VI. 1977; 21 ♂♂ Würzburg-Höchberg, Zeller Wald, VIII. 1976; V. 1977; 18 ♂♂ Hellmitzheim, Spitzsee, V. 1977; 4 ♂♂ Brücklein, Buchleitenberg, VII. 1977; 16 ♂♂ Grub, Hohenstein, VII. 1977.

Abax parallelus DUFTSCHMID, 1812: 33 ♂♂ Saarbrücken, Schanzenberg, V. 1976; V./VI. 1977; 9 ♂♂ Saarbrücken, Kaninchenberg, IV./V. 1976; 14 ♂♂ Saarbrücken, Jägersfreude, III.-V. 1977; 21 ♂♂ Saarbrücken, Jägerheim, IV./V. 1976; V.-VII. 1977; 18 ♂♂ Saarbrücken, Schwarzenberg, V. 1976; VI./VII. 1977; 7 ♂♂ Boussenois, Bois d'Occey, IV. 1977; 3 ♂♂ Wingen-sur-Moder, Heideneck, V./VI. 1977; 10 ♂♂ Kaiserslautern, Dreieckstein, V./VI. 1977; 13 ♂♂ Würzburg-Höchberg, Zeller Wald, V. 1977; 30 ♂♂ Hellmitzheim, Spitzsee, V. 1977; 4 ♂♂ Brücklein, Buchleitenberg, VII. 1977.

2.2. METHODEN UND ERGEBNISSE DER VORVERSUCHE

2.2.1. HÄMOLYMPHE ALS UNTERSUCHUNGS-MEDIUM

Zur elektrophoretischen Darstellung tierischer Proteine und Enzymproteine können eine Vielzahl unterschiedlicher Gewebe und Körperflüssigkeiten verwendet werden. Vertebratenprotein-Bilder weisen zum Teil beträchtliche Organ- und Gewebespezifitäten auf. So konnten beispielsweise PLAGEMANN, GREGORY & WROBLEWSKI (1960) zeigen, daß Lactatdehydrogenase in verschiedenen Kaninchengeweben wie Leber, Lunge, Gehirn, Herz und Skelettmuskel in verschiedenen elektrophoretisch aufgetrennten Formen auftritt. Ähnliche Ergebnisse lieferten elektrophoretische Untersuchungen an der Retina und anderen Geweben von Alosa aestivalis und Alosa pseudoharengus (McKENZIE, 1973 u. 1975), an verschiedenen Organen von Passer domesticus (FARRAR & BUSH, 1969) oder von verschiedenen Säugetier-Arten wie z.B. Rangifer tarandus, Ovis dalli und aries, Balaenoptera physalus, Pagophilus groenlandicus, Alces alces, Ovibos moschatus, Thalarctas maritimus, Bos taurus, Equus caballus, Sus scrofa, Macaca mulatta, Oryctolagus cuniculus und verschiedenen Nagern (ALLEN & HUNTER, 1960; LAWRENCE, MELNICK & WEIMER, 1960; BARRON, BERNSOHN & HESS, 1961; VESELL & BRODY, 1964; FOWLKS, GINGRICH & ELDRIDGE, 1964; MENDOZA & HATINA, 1971; LAUER & BAKER, 1972). Esterase-Spezifität tritt auch bei Magen- und Darm-Extrakten verschiedener Mollusken der Gattung Macoma (REID & DUNNILL, 1969) auf.

Arthropoden zeigten dagegen nur selten organ- und gewebespezifische, sondern eher Entwicklungsstadien-spezifische Differenzen im Proteinmuster. Polyacrylamidgel-Elektrophorese von Organextrakten aus Antennendrüse, Herz, Hoden, Samenblase, Enddarm und Schwanzmuskel verschiedener Häutungsstadien des Flußkrebses Orconectes limosus ergab ein völlig identisches Muster für die Lactatdehydro-

genase (URBAN, 1969). Für die elektrophoretischen Untersuchungen von Arthropoden sind aus der Literatur die unterschiedlichsten Untersuchungsmedien bekannt: Giftdrüsenextrakte bei Hymenopteren (O'CONNOR, ROSENBROOK & ERICKSON, 1964), Homogenisate der Seidendrüse des Seidenspinners Samia cynthia (TAKAHASHI, 1969), Homogenisate des Thorakalmuskels von Periplaneta americana (STEPHEN & CHELDELIN, 1970 a u. b) oder Ganzkörperhomogenate bei kleinen Dipteren (DOANE, 1967; ZOUROS, TSAKAS & KRIMBAS, 1968) und Heteropteren-Nymphen (SALKELD, 1965).

Als häufigstes Medium muß für Arthropoden jedoch die Hämolymphe gelten (z.B. LAUFER, 1960, EGUCHI, YOSHITAKE & KAI, 1965, LOUGHTON & WEST, 1965, CLEMENTS, 1967, VAN DER GEEST, 1968, MAREK, 1969, HAYES, SCHECHTER & WASH, 1970 für Lepidopteren; WANG & PATTON, 1968 für Coleopteren; FOX & MILLS, 1969, HAYES, MENSING & SCHECHTER, 1970, BECKENDORF & STEPHEN, 1970, SINGER & NORRIS, 1973 bei Blattiden; DOYLE & LAUFER, 1969 bei Chironomiden; LENSKY, 1971 a u. b, KUBICZ & GAŁUSKA, 1971, GILLIAM & JACKSON, 1972 bei Apiden; LAMY, GOYFFON, SASSE & VACHON, 1971 bei Skorpionen, sowie ALIKHAN, JAZDZEWSKI & GONDKO, 1974 bei Amphipoden und Isopoden.

Als Hämolymphe bezeichnet man bei Arthropoden, die sich alle durch ein offenes Gefäßsystem auszeichnen, das Blutplasma und die darin schwebenden Hämozyten. Die Hämolymphe ist eine strömende Flüssigkeit und wird vom Herzen in die Aorta und von hier in die Leibeshöhle des Kopfes gespült. Von hier gelangt sie mit Hilfe aufeinander abgestimmter von vorn nach hinten verlaufenden Kontraktionswellen des dorsalen und des ventralen Diaphragmas durch den Perivisceral- und Perineural-Sinus in den Pericardial-Sinus und schließlich durch die Ostien in das Herz zurück. In der Hämolymphe sind organische Stoffe gelöst, unter denen Proteine bzw. Enzymproteine den Hauptanteil bilden. Die Transportfunktion der Hämolymphe

("transportation of ions and molecules involved in energy metabolism" - ALIKHAN & LYSENKO, 1973) bedingt, daß sie in der Leibeshöhle der Insekten alle Organe umspült. Sie stellt die einzige extrazelluläre Flüssigkeit von Insekten dar (SCHMIDT & SCHWANKL, 1975). Auf die besondere Eignung von Hämolymphe als Untersuchungsmedium für die Elektrophorese wird vielfach hingewiesen: "The haemolymph composition of insects reflects the metabolism of the tissues and organs bathed by this fluid, which is a carrier of substrates, end products of catabolism and hormones. Changes in the protein content of the haemolymph may reflect specialization and adaptation in the organisms based on subtle metabolic alterations" (WHITMORE & GILBERT, 1974) beziehungsweise "Of the vast number of physiological systems present in an insect, the hemolymph probably is most suitable for qualitative and quantitative determination of component parts. This is due chiefly to its liquid state ... many organic components are present in the hemolymph ..." (BREZNER & ENNS, 1958) beziehungsweise "Haemolymph was the most convenient enzyme source because it can be obtained free from contamination from other tissues and is easily measured quantitatively and because considerable information on its composition is available" (TRIPATHI & DIXON, 1969).

Die Blutgerinnung von Vertebratenblut verlangt für die Präparation von Proben zur Elektrophorese eine Trennung des Blutplasmas von den Erythrozyten durch Zentrifugierung (VESELL & BRODY, 1964). Die Blutgerinnung ist jedoch bei Arthropoden überhaupt nicht oder sehr schwach ausgeprägt (SCHMIDT & SCHWANKL, 1975), so daß eine Zentrifugierung der Hämolymphe unnötig ist. Elektrophoretische Untersuchungen mit Hämolymph-Proben ohne und mit Hämocyten bei Pieris brassicae wiesen keinerlei Veränderungen im Proteinmuster auf (CHIPPENDALE & KILBY, 1969). Zum gleichen Ergebnis kamen SCHMIDT & SCHWANKL (1975) bei Formica rufa. Eigene Vorunter-

suchungen mit Carabus problematicus ergänzten diese Ergebnisse. Um trotzdem einer eventuell auftretenden Gerinnung vorzubeugen, wurden die Individuen vor der Probenentnahme ca. 30 min bei 5°C gekühlt (MARTY & ZALTA, 1967). Die Entnahme der Hämolymphprobe geschah durch einen Querschnitt hinter dem Halsschild zwischen Thorax und Abdomen des bewegungslosen Tieres. Die aus der Leibeshöhle und aus der Aorta heraustretende Hämolymphe wurde nach dem Verfahren von ABATH, COUTINHO & HUNTER (1962) bzw. von MARTY & ZALTA (1966) mit kreisrunden Filterpapierstückchen (Durchmesser 6 mm) aufgesaugt und in das bereits präparierte Gelröhrchen (wie später beschrieben) eingebracht, so daß immer etwa die gleiche Flüssigkeitsmenge für eine elektrophoretische Auftrennung zum besseren Vergleich vorlag.

2.2.2. THEORIE DER ELEKTROPHORESE

Proteine und Enzymproteine sind biologische Makromoleküle, die aufgrund ihres amphoteren Charakters bei fast jedem pH-Wert durch Anlegen eines elektrischen Feldes bewegt werden können. Bei festgelegten Bedingungen wandern sie infolge ihrer unterschiedlichen Ladung mit unterschiedlicher Geschwindigkeit in einem bestimmten von außen angelegten elektrischen Feld zur Kathode oder zur Anode. Die wesentliche Grundlage für die Theorie der Elektrophorese ist die Beziehung, daß die Wanderungsgeschwindigkeit eines Moleküls v pro Einheit der elektrischen Feldstärke E seine elektrophoretische Beweglichkeit (Mobilität) u ergibt:

$$u = \frac{v}{E}$$

Als Trägersubstanz dienten bei den klassischen elektrophoretischen Trennverfahren der "Freien Elektrophorese" flüssige Medien (z.B. Pufferlösungen). Diese erwiesen sich jedoch als zu empfindlich gegenüber Erschütterungen und Temperatur-Differenzen, so daß sie in

dem Trennverfahren der "Zonenelektrophorese" durch feste Medien ersetzt wurden: Filterpapier, Zellulose-Azetat oder Gele wie Stärkegel, Silicagel, Agargel oder Polyacrylamidgel. Der Wanderungsweg s eines Makromoleküls ist direkt der elektrophoretischen Beweglichkeit u, der elektrischen Feldstärke E und der Zeit t proportional:

$$s = u \times E \times t$$

Mit der Verwendung immer besserer Trägersubstanzen konnte die Bildung von Artefakten (z.B. Diffusionseffekte oder elektroosmotische Störeffekte) ständig vermindert werden und darüber hinaus bedeutend mehr Fraktionen sichtbar gemacht werden. Ein bedeutender methodischer Fortschritt wurde mit der Einführung von chemisch weitgehend inerten Trägermaterialien mit einer festgelegten Porengröße (wie z.B. Zellulose-Azetat oder Stärkegel) erzielt. Auf diese Weise wird das Auftreten von Adsorption und Elektroosmose fast völlig verhindert. Außerdem konnten auch Makromoleküle, die bei den primitiven Verfahren der Papier-Elektrophorese oder der Agargel-Elektrophorese identische elektrophoretische Beweglichkeiten zeigten, aber verschiedene Molekulargröße und Molekülgestalt haben, durch einen "Siebeffekt" der Gelstruktur ebenfalls getrennt werden (BREWER, PESCE & ASHWORTH, 1974). Die Zonenelektrophorese mit Gelen als Trägersubstanzen führt somit zu einer wesentlich höheren Auflösung als andere Elektrophorese-Verfahren (REICH, HEBESTREIT & WINKLER, 1966).

2.2.3. DIE DISK-ELEKTROPHORESE IN VERTIKALEN POLYACRYLAMID-SÄULEN

2.2.3.1. THEORIE

Unabhängig voneinander wurde 1959 von zwei Autorenkollektiven (DAVIS & ORNSTEIN, 1959; RAYMOND & WEINTRAUB, 1959) Polyacrylamidgel als Trägersubstanz für die Zonen-Elektrophorese eingeführt. Entscheidende Vorteile gegenüber Stärkegel bestehen in der einfachen Präparation einer großen Reihe verschiedener Porengrößen zur Verbesserung des Sieb-Effektes (HJERTEN, 1963), einer hohen chemischen und mechanischen Stabilität über weite pH- und Temperaturbereiche und gegenüber Lösungsmitteleinflüssen, einer guten Transparenz und in der Tatsache, daß Polyacrylamid keinerlei ionische Gruppen trägt (ORNSTEIN, 1964). Es fehlen unkontrollierbare Adsorptionen und elektroosmotische Vorgänge (HENNIG, HOPPE & KAIFIE, 1968), so daß im ganzen eine ausgezeichnete Reproduzierbarkeit (HYSLOP, 1972) für qualitative und quantitative elektrophoretische Analysen gewährleistet ist - eine entscheidende Voraussetzung für die nachfolgenden Untersuchungen.

Polyacrylamidgel ist ein Polymerisationsprodukt des Monomers Acrylamid CH_2=CH-CO-NH_2 und des Ko-Monomers N,N'-Methylenbisacrylamid ("Bis") CH_2=CH-CO-NH-CH_2-CO-CH=CH_2.

Die Polymerisation wird mit Katalysatoren (CHRAMBACH & RODBARD, 1972) und unter UV-Einstrahlung bewirkt. Als Katalysatoren dienten für die Untersuchungen Riboflavin, Ammoniumpersulfat und N,N,N',N' - Tetramethyläthylendiamin. Die Porengröße hängt vom Verhältnis der Konzentration von Mono- und Ko-Monomer ab. Durch Variation dieses Verhältnisses läßt sich die Porengröße den jeweiligen Makromolekülgrößen anpassen. Zur Auftrennung von Hämolymphproteinen und -enzymen von Carabiden-Imagines erwies sich ein 7%iges Polyacrylamidgel als äußerst günstig. Mit diesem können

Proteine mit Molekulargewichten von 10^4-10^6, besonders aber im engeren Bereich von $3x10^4$ - $3x10^5$ optimal getrennt werden (MAURER & ALLEN, 1972 a). So konnten beispielsweise gute Ergebnisse mit einem 7%igen Trenngel bei Hämolymphproteinen von Formica rufa (SCHMIDT & SCHWANKL, 1975), bei Obst- und Gemüseproteinen (DRAWERT & GÖRG, 1972), bei Muskelproteinen des Menschen (MITTELBACH, ANTL & HAMBURGER, 1969) oder bei Blutserumproteinen brasilianischer Erdleguane der Gattung Liolaemus (MÜLLER & STEINIGER, 1977) erzielt werden.

Die Polyacrylamid-Elektrophorese an Hämolymphproteinen von Carabiden wurde mit einem diskontinuierlich aufgebauten Gelsystem ausgeführt, weswegen der Ausdruck "Disk-Elektrophorese" einerseits kreiert wurde; zum anderen bezieht er sich auf die "disk" (scheiben-) förmige Gestalt der einzelnen aufgetrennten Makromolekülzonen. Die Disk-Elektrophorese stellt eine Verbesserung der Zonen-Elektrophorese dar. Sie wurde von POULIK (1957) für Stärkegel entwickelt und ließ sich ohne Schwierigkeiten auf das Trennmedium Polyacrylamid übertragen (WILLIAMS & REISFELD, 1964; ORNSTEIN, 1964; HENNIG, HOPPE & KAIFIE, 1968; MAURER, 1968; BREWER & ASHWORTH, 1969; AKHTAR, HANSEN & KÄRCHER, 1968; DEGRAEF & VAN AERT, 1971; STRAUCH & TYMPNER, 1971). Mit Hilfe eines diskontinuierlichen Spannungs- und Puffergradienten können Proteine und Enzymproteine (aber auch Nucleinsäuren) vor der eigentlichen Auftrennung in einer Gel-Säule konzentriert werden ("Konzentrierungseffekt"). Das hat den Vorteil, daß die Trennung aus einer sehr dünnen Startzone von 1-100 µm heraus erfolgen kann, so daß Diffusionserscheinungen auf ein Minimum reduziert werden. Die Konzentrierung der Proteine erfolgte im vorliegenden Fall mit einem Tris-Glycin-Puffer bei pH 8,3 und mit chloridhaltigen Gelen. Beim Anlegen einer Spannung wandern die Glycin- und Chlorid-Anionen zur positiven Elektrode. Um den Konzentrierungseffekt einzuleiten, werden drei übereinander geschichtete Gelsorten aus Polyacrylamid verwen-

det, unten das feinporige "Trenngel", darüber das grobporige "Sammelgel" und darüber die Hämolymph-Probe, die wiederum von dem Elektrodenpuffer durch ein grobporiges "cap-Gel" getrennt ist (s. Abb. 3). Der Elektrodenpuffer vom pH 8,3 enthält Glycin-Ionen, die "Folge-Ionen" genannt werden, während in allen drei Gelsorgen Chlorid-Ionen ("Leit-Ionen") vorhanden sind (MAURER, 1968). Der pH-Wert des cap- und des Sammelgels ist so gewählt, daß sich die effektiven Beweglichkeiten u aller Anionen folgendermaßen anordnen:

u der Leit-Ionen > u der Proteine > u der Folge-Ionen

Beim Stromfluß eilen die Chlorid-Ionen infolge höherer Beweglichkeit den Proteinen und Glycin-Ionen voraus und lassen eine Zone geringerer Leitfähigkeit hinter sich. Da aber die spezifische Leitfähigkeit umgekehrt proportional zur Feldstärke ist, gewinnt diese Zone eine höhere Feldstärke, welche die Proteine und Folge-Ionen derart beschleunigt, daß sie hinter den Leit-Ionen mit gleicher Geschwindigkeit wandern und sich an der Front zwischen Leit- und Folge-Ionen kon-

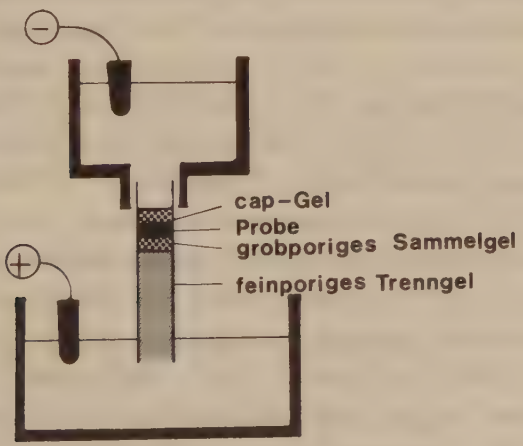


Abb. 3: Versuchsanordnung für die Disk-Elektrophorese

zentrieren (Konzentrierungseffekt). Sobald diese wandernde Front, bestehend aus Folge- und Leit-Ionen und den "sandwich"-artig dazwischenliegenden Proteinen, die Grenze vom Sammel- zum Trenngel passiert, trifft sie dort auf zwei Diskontinuitäten, und zwar eine Änderung des pH-Wertes und den Wechsel vom grobporigen zum feinporigen Medium. Der pH-Wert wurde nach MAURER (1971 a u. b) bzw. MAURER & ALLEN (1972 b) so gewählt, daß der Dissoziationsgrad der Folge-Ionen derart zunimmt, daß ihre Beweglichkeit der der Leit-Ionen gleicht. Die Folge-Ionen überholen jetzt die Proteine und wandern direkt hinter den Leit-Ionen den Proteinen voraus, während die Proteine selbst nach ihrer elektrischen Gesamtladung und wegen des Siebeffektes des Trenngels auch nach ihrer Größe (Molekulargewicht) und Gestalt (Tertiärstruktur) getrennt werden.

Mit dieser Methode konnte LENSKY (1971 a) 21 Fraktionen von Hämolymph-Proteinen der Honigbiene erhalten, wohingegen er mit der Papier-Elektrophorese nur 2, mit der Zellulose-Azetat-Elektrophorese nur 4 und mit der Stärkegel-Elektrophorese nur 8 Fraktionen erzielte. Es ist daher nicht verwunderlich, daß die elektrophoretische Auftrennung mit Hilfe der Disk-Elektrophorese in Polyacrylamidgel innerhalb des letzten Jahrzehnts in vielen wissenschaftlichen Forschungszweigen an Bedeutung gewonnen hat, so daß eine Flut von Untersuchungsergebnissen über erstmalige Auftrennungen von Isoenzymen in die Literatur Eingang gefunden haben. So gelang z.B. die Darstellung von Isoenzymen der Glucose-6-phosphatdehydrogenase (BAKAY & NYHAN, 1969), der α-Glycerophosphatdehydrogenase (STEPHEN & CHELDELIN, 1973), der Lactatdehydrogenase (GOLDBERG, 1966), der Alkoholdehydrogenase, Glutamatdehydrogenase und Isocitratdehydrogenase (PAPPAS, RODRICK & DIEBOLT, 1971), der Aldolase (TAKEO, 1970), der Peroxydase und der Creatinphosphokinase (MITTELBACH & HAMBURGER, 1969), von sauren Erythrozytenphosphatasen (TIESLER, 1969), der Alkalinphosphatase (AMINOFF, AUSTRINS & ZOLFAGHARI,

1971), der sauren Phosphatase (SALLIS, PARSONS & GUILER, 1973), der Desoxyribonuclease (BOYD & MITCHEL, 1965) oder einer Reihe verschiedener Esterasen.

2.2.3.2. GERÄTE UND CHEMIKALIEN

Analytische Trennkammer DEA 90 für 14 Gelröhrchen (Fa. WTW, Weilheim)
Gelröhrchen, 140 mm lang, lichter Durchmesser 6 mm, aus Glas (Fa. WTW, Weilheim)
Gleichrichter und Stromkonstantgerät GT 500 (Fa. WTW, Weilheim)
Dosierpumpe SMG 01/P (Fa. WTW, Weilheim)
Ultraviolett-Lampe UVS-54 (Fa. Ultra-Violet Products, San Gabriel, California)
Densitometer DD 2 (Fa. Kipp & Zonen, Delft, Holland)
BD 9 2-Kanal-Flachschreiber (Fa. Kipp & Zonen, Delft, Holland)
Chemikalien (alles Fa. SERVA, Heidelberg)

2.2.3.3. DURCHFÜHRUNG DER ELEKTROPHORETISCHEN TRENNUNG

Die elektrophoretische Auftrennung der Hämolymphproteine erfolgte vertikal mit dem von MAURER & ALLEN (1972 b) erweiterten diskontinuierlichen Puffer- und Gel-System von ORNSTEIN (1964) und DAVIS (1964).

Es wurden folgende auf jeweils 100,0 ml dest. Wasser aufgefüllte Stocklösungen angesetzt:

(1) 36,6 g Tris-(hydroxymethyl)-aminomethan
48,0 ml 1 N HCl
0,23 ml N,N,N',N'-Tetramethyläthylendiamin

(2) 28,0 g Acrylamid
0,735 N,N'-Methylenbisacrylamid

(3) 0,14 g Ammoniumpersulfat

(4) 5,98 g Tris-(hydroxymethyl)-aminomethan

48,0 ml 1 N HCl

0,46 ml N,N,N',N' - Tetramethyläthylendiamin

(5) 10,0 g Acrylamid

2,5 g N,N' - Methylenbisacrylamid

(6) 4,0 mg Riboflavin

(7) 40,0 g Sucrose (Saccharose)

Zur Polymerisation des feinporigen Trenngels wurden die Stocklösungen (1), (2), dest. H_2O und (3) im (Volumen-)Verhältnis 1:2:1:4 gemischt. Zur Polymerisation des grobporigen Sammelgels sowie des cap-Gels wurde eine Mischung der Stocklösungen (4), (5), (6) und (7) im Verhältnis 1:2:1:4 angesetzt. Die Polymerisation erfolgte mit einer Ultraviolettlampe bei Raumtemperatur. Vor dem Einfüllen des Polymerisationsgemisches für das untere Gel (Trenngel) wurden die Gelröhrchen gereinigt, die Einfüllhöhen markiert und mit Hilfe von Gummistöpseln vertikal aufgestellt. Die Gelröhrchen wurden bis zur Markierung mit Trenngel-Lösung aufgefüllt und diese unmittelbar darauf vorsichtig mit 1-2 ml dest. Wasser überschichtet und mit UV-Licht bestrahlt. Die Überschichtung mit Wasser verhinderte die Bildung eines Meniscus durch Adhäsionskräfte zwischen Glas und Gel-Lösung (MAURER, 1971 a). Nach etwa 20 min war das Trenngel polymerisiert. Wasser und überschüssige Gel-Lösung wurden vorsichtig abgekippt, die Geloberfläche mit dest. Wasser mehrmals gespült und der verbleibenden Flüssigkeitsrest mit Filterpapier-Streifen aufgesaugt. Daraufhin wurde die glatte Oberfläche des Trenngels mit der Lösung für das Sammelgel überschichtet. Nach ca. 30 min war das Sammelgel mit Hilfe von UV-Licht polymerisiert. Nach dem Entfernen des Wassers und der überschüssigen Gel-Lösung, erfolgte unmittelbar der Proben-Auftrag mit Hilfe eines kreisrunden Filterpapiers (s. Abschnitt 2.2.1.) auf die glatte Oberfläche des Sammelgels.

Die Probe wurde sofort mit einem Tropfen 0,1%iger Bromphenolblau-Lösung und mit der cap-Gel-Lösung überschichtet, so daß die Gelröhrchen vollständig gefüllt sind. Bromphenolblau diente als Indikator-Farbstoff, der zwischen den Chlorid- und den Glycin-Ionen an der Glycin-Front wandert und deren Wanderung markiert, ohne irgendeine Störung zu verursachen. Nach der Polymerisation des cap-Gels wurden die Gelröhrchen von den Gummistöpseln befreit und in mit Gummiringen ausgelegten Bohrungen des oberen Elektrodengefäßes der Trennkammer so eingedreht, daß etwa 2 cm aus dem Boden des oberen Elektrodengefäßes herausragten. Nachdem das untere Elektrodengefäß bereits vorher mit Tris-Glycin-Puffer von pH 8,3 (6,0 g Tris-(hydroxymethyl)-aminomethan und 28,8 g Glycin aufgefüllt auf 1000,0 ml dest. H_2O) gefüllt wurde, geschah das gleiche mit dem oberen Elektrodengefäß. Eine Dosierpumpe und ein Überlaufrohr im Oberen Elektrodengefaß sorgten für eine gleichmäßige Durchmischung des Puffers während der Trennung.

Die Elektrophorese wurde bei 2,5 mA pro Gelröhrchen durchgeführt. Eine Wasserkühlung als Mantel um die Trennkammer sorgte für eine gleichbleibende Temperatur. Sobald die gut sichtbare blaue Bromphenolblau-Front 1 cm vor dem Ende des Trenngels angelangt war, wurde die Apparatur ausgeschaltet. Die Gele wurden mit Hilfe zwischen Gel und Glaswand eingespritzten Wassers unter leichtem Rotieren von den Glasröhrchen befreit und in die bereitgestellten Färbelösungen für Proteine und Enzyme gegeben. Vorher wurde das anodale Ende des Gels an der Bromphenolblau-Front durchgeschnitten. Auf diese Weise ließen sich die relativen Beweglichkeiten der später angefärbten Isoenzymbanden messen (MORGAN, NOE & HENNY, 1976). Nach der Methode von DESBOROUGH & PELOQUIN (1967) wurden, falls für jedes einzelne Gelröhrchen eine verschiedene Probe vorlag, die Gele der Länge nach halbiert, so daß eine Hälfte für die Proteinanfärbung, die andere für den Nachweis der Enzymaktivität verwendet werden konnte.

Der Tris-Glycin-Puffer wurde nach je drei durchgeführten Trennungen verworfen. Die Stocklösungen für die Gele wurden mit Ausnahme von Stocklösung (3), die jedes Mal frisch angesetzt wurde, mehrere Wochen bei +5°C gelagert.

2.2.4. DIE DARSTELLUNG DER PROTEINE UND ENZYMPROTEINE

2.2.4.1. ALLGEMEINE HÄMOLYMPHPROTEINE

Zur Anfärbung der allgemeinen Hämolymphproteine gibt es für Polyacrylamidgele verschiedene Farbstoffe. Die wichtigsten sind Amidoschwarz und Coomassie Brillant Blue R-250. Die Gele wurden für einige Stunden entweder in eine Lösung von 7,5%iger Essigsäure mit 1%igem verdünnten Amidoschwarz (JOHNSON & STEPHEN, 1964; PAUL & FOTTRELL, 1961 a u. b); SHAUGHNESSY, 1970; GALLIEN, CHALUMEAU-LE-FOULGOC & FINE, 1970; NELSON & GUTTMAN, 1973) oder in eine Lösung von 0,02 % Coomassie Brillant Blue, 5% Methanol und 7% Essigsäure (im Verhältnis 1:1:1) (z.B. BENNETT & SCOTT, 1971; LENSKY, 1971 a; ALIKHAN & LYSENKO, 1972) gegeben. Die Sichtbarmachung der Proteinbanden erfolgte durch mehrmals hintereinander durchgeführte Entfärbung in der verdünnten Essigsäure- bzw. in der Essigsäure/Methanol-Lösung. Eine weitere Methode wird von CHRAMBACH, REISFELD, WYCKOFF & ZACCARI (1967) beschrieben: Die Anfärbung der Gele mit Coomassie Brillant Blue erfolgte in einer Lösung von 12,5%iger Trichloressigsäure; es färben sich nur die proteinhaltigen Banden, so daß sich eine Entfärbung erübrigt.

Voruntersuchungen mit Hämolymphproteinen von Carabus problematicus mit allen aufgeführten Färbemethoden gaben eindeutig der Methode mit einer Coomassie Brillant Blue/Methanol/Essigsäure-Lösung den Vorzug. Die nichtproteinhaltigen Bereiche der Gele konnten fast vollständig transparent gemacht werden, so daß die blauen Proteinbanden

äußerst scharf getrennt zur weiteren (densitometrischen) Auswertung vorlagen.

2.2.4.2. ENZYME

Disk-elektrophoretische Voruntersuchungen mit Hämolymphe von Carabus problematicus hatten das Ziel, Aktivitäten von Enzymen und darüber hinaus Isoenzymsysteme bei Carabiden nachzuweisen. Vergleiche aus der Literatur über Untersuchungen von Insektenhämolymphe zeigten, daß sich besonders vier Enzymsysteme, nämlich das der Sauren Phosphatase, der Lactatdehydrogenase, der Malatdehydrogenase und der Esterase als geeignet erwiesen.

2.2.4.2.1. SAURE PHOSPHATASE

Bereits von DRILHON & BUSNEL (1945) wurden Phosphatasen bei Insekten, unter anderem auch von Carabus violaceus, nachgewiesen. Mit Hilfe disk-elektrophoretischer Methoden haben YOSHITAKE & AKIYAMA (1964) bei Bombyx mori, MAC INTYRE (1971) bei Drosophiliden und PIECHOWSKI & McWHINNIE (1977) bei Rana pipiens Isoenzymsysteme der Sauren Phosphatase entdecken können. Der Nachweis von Phosphatase-Aktivität der Hämolymphe von Carabus problematicus wurde mit α-Naphthylphosphat Natriumsalz in Verbindung mit Fast Black K salt (SHAW & PRASAD, 1970) erbracht. Alle untersuchten Proben zeigten die Aktivität jedoch nur in Form einer einzigen breiten Bande.

2.2.4.2.2. LACTATDEHYDROGENASE und MALATDEHYDROGENASE

Isoenzymsysteme obiger Dehydrogenasen konnten bei den verschiedensten Tiergruppen beobachtet werden, bei Säugern (z.B. GOLDBERG, 1963; HORI & KAWAMURA, 1968; EMANUELLI, PILLERI, CONGIU & PALOMBA, 1970; NASSI, CAPPUGI, TREVES, CANICI & RAMPONI,

1970; TAKEO, 1971) wie bei Insekten (z.B. STONE, WHEELER, JOHNSON & KOJIMA, 1968; AGRELL & KJELLBERG, 1965). Der Nachweis von Lactat- und Malatdehydrogenase-Aktivitäten geschah nach der Methode von SHAW & PRASAD (1970) mit L-Äpfelsäure bzw. DL-Milchsäure als Substrate in Verbindung mit Nicotinamid-adenin-dinucleotid, Phenazin Methosulfat und Nitroblautetrazoliumchlorid. Alle Proben der Voruntersuchungen an C. problematicus zeigten Dehydrogenase-Aktivität und außerdem polymorphe Isoenzym-Verteilungsmuster.

2.2.4.2.3. ESTERASE

Die Esterasen stellen eine komplexe und heterogene Gruppe von Enzymen dar. Sie zeigen eine relativ geringe Substratspezifität, da sie eine sehr große Anzahl verschiedener Ester hydrolysieren, und zwar nach dem Schema:

$$R\text{-}COOR' + HOH \rightleftharpoons R\text{-}COOH + R'OH$$

Für den histochemischen Nachweis von Esterase-Aktivität kommen mehrere Diazonium-Salze wie Fast Blue RR, Fast Blue B, Fast Rad TR oder Fast Garnet GBC als Farbstoffe in Verbindung mit Substraten wie z.B. α-Naphthylacetat (CLEMENTS, 1967; COLLINS & FORGASH, 1968; COLES, 1970; LEIBENGUTH, 1972), β-Naphthylacetat (KAMBYSELLIS, JOHNSON & RICHARDSON, 1968; HOLMES & MASTERS, 1968; EGUCHI & MATSUI, 1969; GLICK, 1973) oder α-Naphthylbutyrat (ALLEN, POPP & MOORE, 1965; WRIGHT, 1963) oder verschiedene Acetate von Naphtholen (GOMORI, 1952) in Frage.

α- und β-Naphthylacetat wurde bereits von NACHLAS & SELIGMAN (1949) als zufriedenstellende Substrate angegeben. Speziell für den Esterase-Nachweis in Stärke- und Polyacrylamidgelen bedient man sich in erster Linie der Verbindung α-Naphthylacetat + Fast Blue RR salt (SCHWARTZ, 1960; PETRAS, 1963; HUNTER, ROCHA,

PFRENDER & DE JONG, 1964; JOHNSON, KANAPI, RICHARDSON, WHEELER & STONE, 1966; BURNS & JOHNSON, 1967; BIRDSALL, REDFIELD & CAMERON, 1970; BERGMANN, 1971; MENDOZA & HATINA, 1971; BRIEGEL & FREYVOGEL, 1973).

Wegen Lieferschwierigkeiten der Herstellerfirma war während der laufenden Untersuchungen nicht an Fast Blue RR salt heranzukommen. Stattdessen wurde als Diazoniumsalz Fast Red TR salt verwendet, mit dem bereits gute Resultate bei Serum-Esterasen von Salmoniden (NYMAN & SHAW, 1971) oder bei Nadel-Esterasen von Pinus silvestris (RASMUSON & RUDIN, 1971) erzielt werden konnten.

Die Gele wurden für 90 min in eine Lösung von 0,5 M Borsäure (pH 4,1) eingetaucht, um den pH-Wert im Gel für eine optimale Esterase-Reaktion zu senken. Die Präinkubation in Borsäure erfolgte bei $+4^{\circ}C$, damit eine Diffusion der Proteine im Gel möglichst niedrig gehalten wurde (SIMS, 1965). Danach wurden die Gele mehrmals mit destilliertem Wasser gespült und in eine Lösung von 30 mg α-Naphthylacetat und 75 mg Fast Red TR salt in 150 ml einer 0,1 M Phosphatpuffer-Lösung (pH 6,5) inkubiert (HUBBY & LEWONTIN, 1966). Versuche mit β-Naphthylacetat zeigten identische Zymogramm-Bilder. Nach 1-2 Stunden waren die Esterase-Banden ausgefärbt.

Voruntersuchungen an Hämolymphe von C. problematicus deuteten auf einen enormen Polymorphismus mit weit über zehn intraspezifischen Banden hin. Da es galt, statistisch absicherbare Ergebnisse zu erhalten, wurde neben den Untersuchungen der Allgemeinen Hämolymphproteine nur noch das Isoenzym-System der Esterase herausgegriffen, obwohl auch die Enzymsysteme der Lactat- und Malatdehydrogenase polymorphe Bilder zeigten. Die Untersuchung polymorpher LDH- und MDH-Loci bei Carabiden sei daher einer weiteren Arbeit vorbehalten.

2.2.4.3. AUSWERTUNG DER GELSÄULEN

Die Auswertung der für die allgemeinen Hämolymphproteine angefärbten Gele erfolgte densitometrisch. Die Gele wurden hierzu in eine passende, verschließbare Glasküvette gegeben, welche mit einer verdünnten Methanol/Essigsäure-Lösung so aufgefüllt wurde, daß keinerlei Luftblasen die densitometrische Auswertung stören konnten. Der Schlitten des Densitometers wurde mit 20 mm/min bewegt, der gekoppelte 2-Kanal-Flachschreiber hatte einen Papiervorschubgeschwindigkeit von 50 mm/min bei 10 mV. Die besten Ergebnisse, d.h. die größten und zugleich die kleinsten Ausschläge des Schreibers, wurden ohne Filter mit weißem Licht erzielt, so daß auch mehrere direkt aufeinanderfolgende Banden gut aufgelöst werden konnten - eine der Hauptforderungen, die an ein Densitometer gestellt werden (TABER & SHERMAN, 1964; HANSL, 1964; FISHBEIN, 1972).

Über die Natur der verschiedenen Banden oder Bandengruppen läßt sich wenig aussagen. Hämolymphproteine von Invertebraten sind nicht ohne weiteres mit Serumproteinen von Vertebraten gleichzusetzen. Es wird jedoch angenommen, daß z.B. β- und γ-Globulin-ähnliche Proteine auch bei Invertebraten weit verbreitet sind (NELSTROP, TAYLOR & COLLARD, 1970).

Während die densitometrischen Auswertungen der mit Coomassie Brillant Blue angefärbten Gele auch nach einigen Wochen keine Unterschiede (die Gele wurden gekühlt in der Entfärbelösung aufbewahrt) aufwiesen, zeigten die α-Naphthylacetat-spezifischen Esterasebanden bereits nach einigen Stunden Veränderungen, insbesondere in Form von Diffusionseffekten bei den Banden. Die Auswertung erfolgte daher unmittelbar dann, wenn die Gele eine optimale Enzym-Aktivität zeigten (nach etwa 30 - 60 min), über einem Leuchttisch und nicht mit der langwierigen, aber exakteren, densitometrischen Methode. Übereinstimmungen zwischen Banden bzw. Bandengruppen von Hämolymphproteinen und Esterasen konnten nicht festgestellt werden; dies bedeutet,

daß die Genloci, die die einzelnen Bandengruppen codieren, getrennt zu betrachten sind.

2.2.4.4. NOMENKLATUR UND IDENTIFIZIERUNG VON ISOENZYM-SYSTEMEN

Zur Identifizierung von Isoenzymsystemen wurden die R_f-Werte der einzelnen Banden im Verhältnis zur Bromphenolblau-Front (also zur Länge des abgeschnittenen Trenngels ohne Sammelgel) berechnet (BAILEY, 1971). Zum größten Teil erübrigte sich eine solche Berechnung, da bei routinemäßig durchgeführten Elektrophoresen der Trennvorgang exakt dann gestoppt werden konnte, wenn die Bromphenolblau-Front die gezeichnete Markierung von 1 cm vor dem Anodenende des Trenngels erreicht hatte, so daß der Abstand zwischen der Trennschicht von Sammel- und Trenngel zur Bromphenolblau-Front etwa 10 cm betrug. Zur Berechnung der R_f-Werte einer Bande dienten für die allgemeinen Hämolymphproteine die Maxima der Densitogramme und für die Zymogramme der Esterase-Aktivität der Mittelpunkt schmaler Banden bzw. das 1. und 3. Viertel breiter Banden, die auf zwei eng zusammenliegende Isoenzyme deuteten. Die so erhaltenen relativen Beweglichkeiten der einzelnen Banden wurden miteinander verglichen und ihrem intra- und interspezifischen Kombinationen entsprechend in verschiedene Isoenzym-Gruppen eingeordnet. Bei der Auswahl spielten immer wiederkehrende Bandenkombinationen die größte Rolle, aber auch gleichmäßig gefärbte Bandengruppen, oder ein gleichmäßiges Ansprechen auf verschiedene Substrate, wie z.B. α- und β-Naphthylacetat für die Esterase-Aktivität (AUGUSTINSSON, 1958; MCCABE & DEAN, 1970). Entscheidend für die Auswahl der Gruppen war, daß sie in ihren spezifischen Regionen allem Anschein nach jeweils alternativ auftraten, was auf ein und denselben Genlocus deutet (BERGMANN, 1973 a). Eine exakte Analyse der genetischen Mechanismen könnte nur mit Kreuzungen der Träger der einzelnen Banden-

kombinationen durchgeführt werden (z.B. SCANDALIOS, 1967 und 1969; JELNES, 1971, 1974, 1975 a, b, c u. d; BARTELS, 1971 a u. b). Die meisten dieser Untersuchungen sprechen dafür, daß diese Isoenzymgruppen einer Anzahl von codominanten Allelen jeweils eines einzigen autosomalen Genlocus zuzuordnen sind. So konnten beispielsweise für disk-elektrophoretisch aufgetrennte Isoenzyme der Lactatdehydrogenase bei Populationen von Mercenaria mercenaria (Bivalvia) bis zu sieben Allele an einem Genlocus gefunden werden (PESCH, 1972). Für einen untersuchten Transferrin-Polymorphismus bei Alosa aestivalis (gefunden im Plasma) wird ein "Ein Locus System" mit drei Allelen vermutet (McKENZIE & MARTIN, 1975). Studien über einen Esterase-Polymorphismus von nordamerikanischen Populationen von Colias eurytheme und Colias philodice weisen ebenfalls darauf hin, daß die Isoenzyme von einer Anzahl Allelen an einem einzigen autosomalen Locus kontrolliert werden (BURNS, 1970). Für das Esterase-System (EST E) von Colias eurytheme wird vermutet, daß das kontrollierende Enzym ein Polypeptid-Dimer sei, und deshalb das Auftreten einer einzigen Bande einen homozygoten, das von drei Banden einen heterozygoten Genotyp widerspiegelten (BURNS & JOHNSON, 1967). Vertebraten-Lactatdehydrogenase wird wahrscheinlich von zwei Genloci kontrolliert, die zwei Polypeptid-Monomere hervorbringen (VRIJENHOEK, 1972).

Die Frage, ob ein jeweiliges Enzym ein Monomer, mehrere Monomere, ein Dimer, ein Trimer etc. darstellt, weist darauf hin, daß es äußerst schwierig ist, den genetischen Mechanismus von Bandenvarianten aufzuklären. Außerdem können auch rezessive Nullallele eine Rolle spielen (z.B. AYALA, POWELL, TRACEY, MOURÃO & PÉREZ-SALAS, 1972), so daß eine Aufklärung des genetischen Mechanismus fast unmöglich wird, auch wenn scheinbare Übereinstimmungen mit Hardy-Weinberg-Gleichgewichten bestehen (HODGINS, AMES & UTTER, 1969).

Unabhängig von verschiedenen Vermutungen über den genetischen Mechanismus, der die einzelnen Banden bestimmt, wird für die Identifizierung der einzelnen Isoenzymsysteme nach SELANDER (1970) und MARVIN & CAILLOUET (1976) postuliert, daß innerhalb einer Isoenzymgruppe jede Bande von einem Allel gesteuert wird. Nullallele wurden dabei außer Acht gelassen, obwohl verschiedene Banden-Konstellationen auf solche hinweisen. Einige Loci mit 1, 2 und 3 vermuteten Allelen wiesen auch signifikante Übereinstimmungen mit dem Hardy-Weinberg-Gleichgewicht auf.

Die einzelnen Loci wurden von der Anode zur Kathode mit den Großbuchstaben A, B, C, D und E, die einzelnen Allele in der gleichen Richtung mit aufsteigenden Ziffern durchnumeriert. Eine Art Nomenklaturregel für polymorphe Enzymsysteme, die zwar häufig gefordert (BRAEND, 1965) wurde, gibt es bislang nicht. Esterase-Loci wurden im folgenden Est-A, Est-B ..., Allgemeine Hämolymphprotein-Loci mit Ahp-A, Ahp-B ... und einzelne Allele dieser Loci mit Est-A^1, Est-A^2 ... bezeichnet.

2.2.5. MATHEMATISCHE AUSWERTUNG

2.2.5.1. BERECHNUNG DER ALLELFREQUENZEN

Die Berechnungen von Allelfrequenzen setzt zwei wichtige Annahmen der Populationsgenetik voraus:

(1) Die Population ist eine "Mendel-Population", d.h. in der Population werden die grundlegenden Mendelschen Vererbungsgesetze befolgt (LEVENE, 1949).

(2) Die Population ist eine "panmiktische Population", d.h. jedes paarungsbereite Individuum hat die gleiche Chance, sich mit jedem paarungsbereiten Individuum des anderen Geschlechtes zu paaren (WILSON & BOSSERT, 1973).

Haben in einer Population n Allele an einem einzigen Genlocus die Häufigkeiten (Frequenzen) a_1, a_2, a_3, a_4 ... a_n, dann ist gemäß Definition $a_1 + a_2 + a_3 + a_4 + \ldots a_n = 1$. Die Angaben der Allelfrequenzen erfolgten aus Übersichtsgründen ohne statistische Absicherung. Der 95% -Vertrauensbereich läßt sich jedoch leicht mit Hilfe der Anzahl der untersuchten Individuen N in einer Population für jede beobachtete Allelfrequenz p_{obs} des Allels a nach dem Ausdruck (NYMAN, 1969 und 1972)

$$p(a)_{obs} \pm 2 \frac{p(a)_{obs}(1 - p(a)_{obs})}{2\,N}$$

angeben.

2.2.5.2. BERECHNUNG DER HETEROZYGOTIE-GRADE

Die Berechnung und Beurteilung der Heterozygotie-Grade setzt eine natürliche Population voraus, die sich im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht befindet (JOHNSON, UTTER & HODGINS, 1973; BARTELS, 1971 a u. b; FRELINGER & CROW, 1973). Dieses Gleichgewicht folgt für ein n-Allel-System an einem einzigen Genlocus der Gleichung

$$(a_1 + a_2 + a_3 + a_4 + \ldots\ldots + a_n)^2 = 1$$

und ist einem Theorem aus der Wahrscheinlichkeitstheorie entlehnt: "Die Wahrscheinlichkeiten, daß n unabhängige Ereignisse gleichzeitig eintreten, ist gleich dem Produkt der Wahrscheinlichkeiten der n Ereignisse."

a_1, a_2, a_3, a_4 ... stellen dabei die Allelfrequenzen der n Allele dar. Der nach dem Hardy-Weinberg-Gleichgewicht zu erwartende Anteil von Heterozygoten errechnet sich nach Auflösung der Multinomialgleichung als die Summe der doppelten Produkte der einzelnen Allele. Das ist z.B. für einen Genlocus mit
3 Allelen a_1, a_2 und a_3: $2a_1a_2 + 2a_1a_3 + 2a_2a_3$.

Um einen mathematisch faßbaren Wert für Vergleiche der Heterozygotie-Grade der einzelnen Populationen zu erhalten, wurde der ermittelte Anteil der Heterozygoten H_e mit dem maximal möglichen Anteil H_m in Relation gesetzt.
H_m ist für einen Genlocus mit n Allelen $\frac{n - 1}{n}$ (LEWONTIN & HUBBY, 1966).

Die Abweichung H_e von H_m wird mit der Formel

$$D_H = \frac{H_m - H_e}{H_e}$$

und der "Heterozygotie-Grad" mit dem Kehrwert

$$H = \frac{H_e}{H_m - H_e}$$

angegeben.

Diese Formeln werden auch von GUTTMAN & WILSON (1973) für die "Heterozygote Deficiency" zwischen der beobachteten und der nach dem Hardy-Weinberg-Gleichgewicht zu erwartenden Anzahl der Heterozygoten verwendet. Die Autoren mußten aus Mangel an Ergebnissen aus Kreuzungsversuchen von Bufo americanus für die Angabe der beobachteten Heterozygoten postulieren, daß das Erscheinen von einer Isoenzymbande (Transferrin und Albumin) auf Homozygotie, dasjenige von doppelten Banden auf Heterozygotie zurückzuführen sei. Diese Annahme ließ sich jedoch anhand der vorliegenden Ergebnisse an Hämolymphproteinen und -esterasen von Carabiden nicht postulieren.
Mit

$$H = \frac{H_e}{H_m - H_e}$$

wird daher eine neue Möglichkeit zur Bewertung des Heterozygotie-Grades von Populationen - einem Zentralproblem der experimentellen Populationsgenetik - zur Diskussion gestellt.

2.2.5.3. BERECHNUNG DER POLYMORPHISMUS-GRADE

Der Grad der Heterozygotie in einer natürlichen Population muß wohl gemeinsam mit dem Auftreten von genetischem Polymorphismus gesehen werden. So gelang es JOHNSON, UTTER & HODGINS (1973) bei Populationen von drei Arten der Gattung Sebastes eine Korrelation der Schätzwerte für den genetischen Polymorphismus und dem durchschnittlichen Auftreten von Heterozygoten festzustellen. Um den Grad des Polymorphismus in Zahlen auszudrücken, stellten AYALA, POWELL & TRACEY (1972) verschiedene Kriterien auf, nach denen sie untersuchte Populationen von Drosophila equinoxialis einordneten:

Kriterium 1: Eine Population wird als polymorph betrachtet, wenn das häufigste Allel der einzelnen Loci eine Frequenz nicht über 0,95 hat.

Kriterium 2: Eine Population wird als polymorph eingestuft, wenn das zweithäufigste Allel der einzelnen Loci eine Frequenz nicht unter 0,01 hat.

Da für die vorliegenden populationsgenetischen Untersuchungen an Carabiden diese beiden Kriterien fast immer zutreffen, wurde eine etwas verfeinerte Darstellungsweise, und zwar der von SINGH & KAIN (1971) definierte "polymorphism index" PI zur Charakterisierung des Polymorphismus-Grades verwendet.

Für ein multialleles Genlocus-System mit n Loci gilt:

$$PI = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^{n} m_i \sum_{j=1}^{m_i} a_{ij}(1 - a_{ij})$$

wobei m_i die Anzahl der Allele am i-ten Locus und a_{ij} die Allelfrequenz des j-ten Allels am i-ten Locus ist. Der maximal erreichbare Polymorphismus-Indes PI für einen Genlocus mit n Allelen ist danach n - 1.

2.2.5.4. BERECHNUNG DER INTRASPEZIFISCHEN GENETISCHEN DISTANZEN

Für einen intraspezifischen Vergleich der genetischen Unterschiede zwischen den einzelnen Populationen ist es vorteilhaft, alle festgestellten Daten durch eine einzige Meßzahl auszudrücken. Genetische Distanz- bzw. Identitätsberechnungen werden in der Literatur entweder mit statistischen Tests (Chi-Quadrat-Test - z.B. MUHS, 1974) oder nach speziell hierfür geschaffenen Methoden durchgeführt. Verwendung finden hierbei besonders die Berechnungsmethoden von ROGERS (1972) oder von NEI (1971 a und 1972).

Der Koeffizient für die genetische Ähnlichkeit von ROGERS lautet:

$$S = 1 - \frac{1}{L} \sum_{i=1}^{L} \frac{1}{2} \sum_{j=1}^{A_i} (p_{ijx} - p_{ijy})^2 \quad \frac{1}{2}$$

wobei L die Anzahl der Loci, A_i die Anzahl der Allele am i-ten Locus und p_{ijx} und p_{ijy} die Frequenzen des j-ten Allels am i-ten Locus der Populationen x und y.

JOHNSON & SELANDER (1971), WEBSTER, SELANDER & YANG (1972), UTTER, ALLENDORF & HODGINS (1973), AVISE, SMITH & SELANDER (1974), AVISE, SMITH, SELANDER, LAWLOR & RAMSEY (1974), STRANEY, SMITH, BAKER & GREENBAUM (1976), SATTLER & GUTTMAN (1976) und SPOHN & GUTTMAN (1976) verwenden zur Berechnung die Formel von ROGERS, und beispielsweise LAKOVAARA, SAURA & FALK (1972), BERGMANN (1973 b), WEBSTER & BURNS (1973) oder PEREZ, CERVIGON, CEQUEA, GONZALES, PADRON & SUBERO (1975) diejenige von NEI. Da beim Berechnen beider Koeffizienzen eine statistische Übereinstimmung herrscht (der Koeffizient von NEI liegt nur generell im Wert höher als der von ROGERS - SMITH & ZIMMERMAN, 1976), wurden für die nachfolgenden Berechnungen die Formeln von NEI übernommen. Der Vorteil liegt meines

Erachtens darin, daß die Werte für die genetische Distanz und zugleich diejenigen für die genetische Identität berechnet werden können. Außerdem lassen sich mit ihnen angeblich evolutionär bedingte Trennzeiten von Populationen demonstrieren (NEI, 1971 b; ZIMMERMAN, HART & KILPATRICK, 1975).

Die genetische Identität I zwischen zwei Populationen X und Y bezüglich eines Genlocus errechnet sich nach NEI mit

$$I = \frac{\sum x_i y_i}{\sqrt{\sum x_i^2 \sum y_i^2}}$$

wobei x_i und y_i die Allelfrequenzen des i-ten Allels in den Populationen X und Y sind.

Die genetische Distanz D bezüglich dieses einen Genlocus ist dann

$$D = - \ln I$$

(mit einem Standardfehler von $s_D = \sqrt{(1 - I)/(In_s)}$, wobei n_s die Zahl der untersuchten Allele ist)

Betrachtet man gleichzeitig mehrere Loci, muß das arithmetische Mittel der Werte $\sum x_i y_i$, $\sum x_i^2$ und $\sum y_i^2$ über alle Loci einschließlich der monomorphen, gebildet werden und statt der Werte $\sum x_i y_i$, $\sum x_i^2$ und $\sum y_i^2$ mit Hilfe der beiden Gleichungen für I und D berechnet werden. Für I = 1 ergibt sich dann, daß die beiden Populationen gleiche Allele mit identischen Frequenzen haben; für I = O, daß die beiden verglichenen Populationen keine gemeinsamen Allele aufweisen.

3. ERGEBNISSE

3.1. INTERSPEZIFISCHE VARIATION

3.1.1. ALLGEMEINE HÄMOLYMPHPROTEINE

Mit Ausnahme von Nebria brevicollis konnten für alle untersuchten Carabiden fünf Ahp-Loci identifiziert werden (Ahp-A bis Ahp-E). Die überwiegende Mehrheit der Loci erwies sich als polymorph. Für C. problematicus konnte am Ahp-D-Locus sogar ein System von sieben Isoenzymbanden (genaugenommen "Isoproteinbanden") beobachtet werden. Die maximale Allelzahl an den Ahp-Loci ist aus Tabelle 1 zu entnehmen.

Species	maximale Allelzahl pro Genlocus					
	Ahp-A	Ahp-B	Ahp-C	Ahp-D	Ahp-E	zus.
C. coriaceus	3	4	4	4	3	18
C. violaceus	1	5	5	5	2	18
C. auronitens	1	4	2	5	2	14
C. problematicus	5	4	4	7	3	23
C. nemoralis	2	4	5	5	3	19
N. brevicollis	5	-	3	5	3	16
M. piceus	2	1	4	6	3	16
A. parallelepipedus	1	1	3	6	3	14
A. parallelus	3	6	4	2	2	17

Tab.1: Maximale Allelzahl an den Ahp-Loci von neun Carabiden-Arten

Das größte Isoenzym-Spektrum zeigte C. problematicus mit 23 und C. nemoralis mit 19 Banden. Abax parallelepipedus und C. auronitens wiesen dagegen nur 14 Banden auf. Da der Polymorphismus der einzelnen Loci von jeweils unabhängig voneinander gesteuerten Gensyste-

men determiniert wird, gibt es für jede Spezies eine ungeheure Vielzahl von meist alternativ auftretenden Bandenkombinationen, die bewirken, daß nur ganz wenige Individuen ein völlig identisches Muster aufweisen. Auf den Abb.4 bis 12 sind daher zur Veranschaulichung Densitogramm-Beispiele für jede Spezies mit zufallsbedingten Bandenkombinationen gezeigt. Für die fünf untersuchten Arten der Gattung Carabus (C. coriaceus, violaceus, auronitens, problematicus und nemoralis) ergibt sich - abgesehen von dem hohen Polymorphismus an den verschiedenen Loci - ein recht einheitliches Bild von fünf quantitativ etwa identischen Isoenzymgruppen, deren relative Mobilitäten im Verhältnis zur Bromphenolblau-Front nahezu übereinstimmen. Das densitometrische Bild von Nebria brevicollis (Abb.9) gleicht bezüglich der Loci Ahp-C, Ahp-D und Ahp-E den Abbildungen 4 bis 8 der Carabus-Arten (gleiche relative Mobilitäten; etwa gleiche quantitative Werte der Kurven). Die Banden, die am weitesten zur Anode gewandert sind, lassen sich jedoch nicht in das Carabus-Schema eingliedern. Der Ahp-B-Locus scheint völlig zu fehlen; stattdessen beginnen die Isoenzyme im Bereich von Ahp-A bereits bei einem R_f-Wert von 70 - 75 % gegenüber 83,5 % bei den Carabus-Arten.

Molops piceus zeigt ein ähnliches Schema wie N. brevicollis; nur erscheint hier wieder ein schwach entwickelter monomorpher Ahp-B-Locus zwischen 61 und 73 % relativer Mobilität (Abb.10).

Bei den Densitogrammen von Abax parallelepipedus und Abax parallelus (Abb.11 und 12) ist der Bereich des Ahp-B-, Ahp-D- und des Ahp-E-Genlocus kleiner als bei den Carabus-Arten. A. parallelus erweist sich hinsichtlich der beiden anodennächsten Loci als polymorpher als A. parallelepipedus; letzterer ist an dem Ahp-A- und an dem Ahp-B-Locus monomorph bei allen untersuchten 238 Individuen verschiedener Herkünfte, dagegen hochpolymorph am Ahp-Genlocus (6 Isoenzyme).

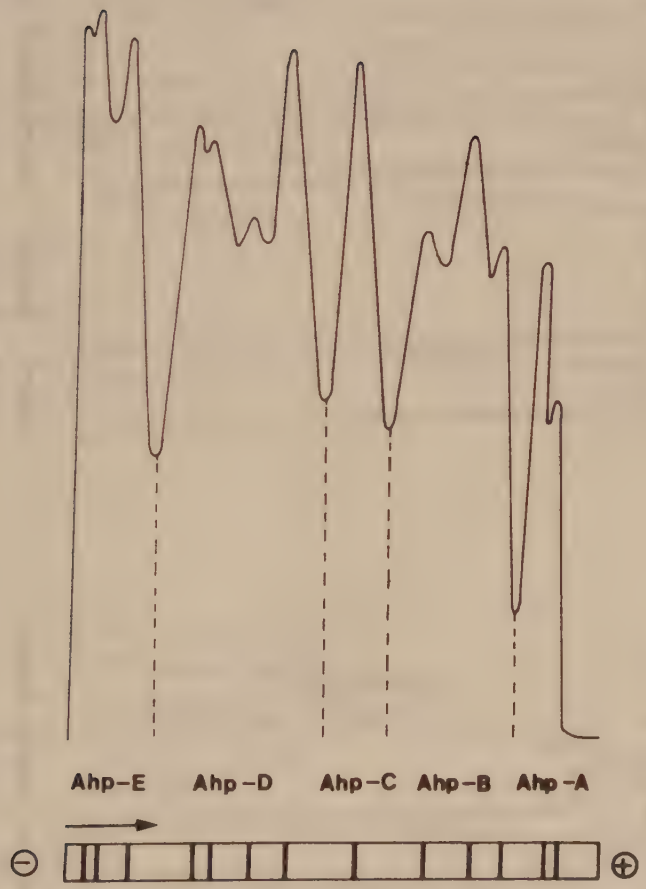


Abb. 4: Densitogramm und Zymogramm der Ahp-Aktivität von Carabus coriaceus. (Der Start befindet sich an der Trennlinie Sammelgel/Trenngel)

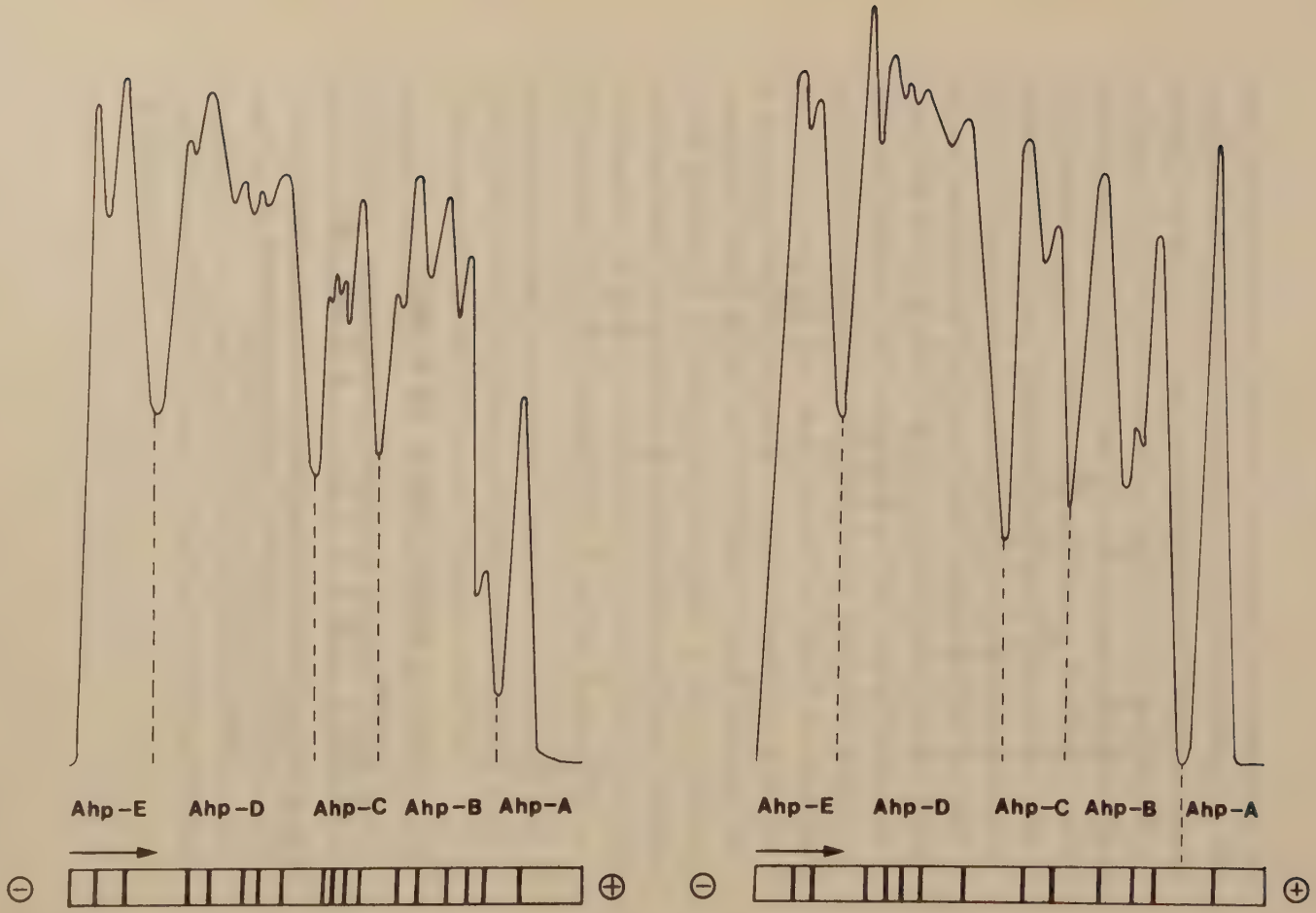


Abb. 5/6: Densitogramme und Zymogramme der Ahp-Aktivität von Carabus violaceus

Carabus auronitens

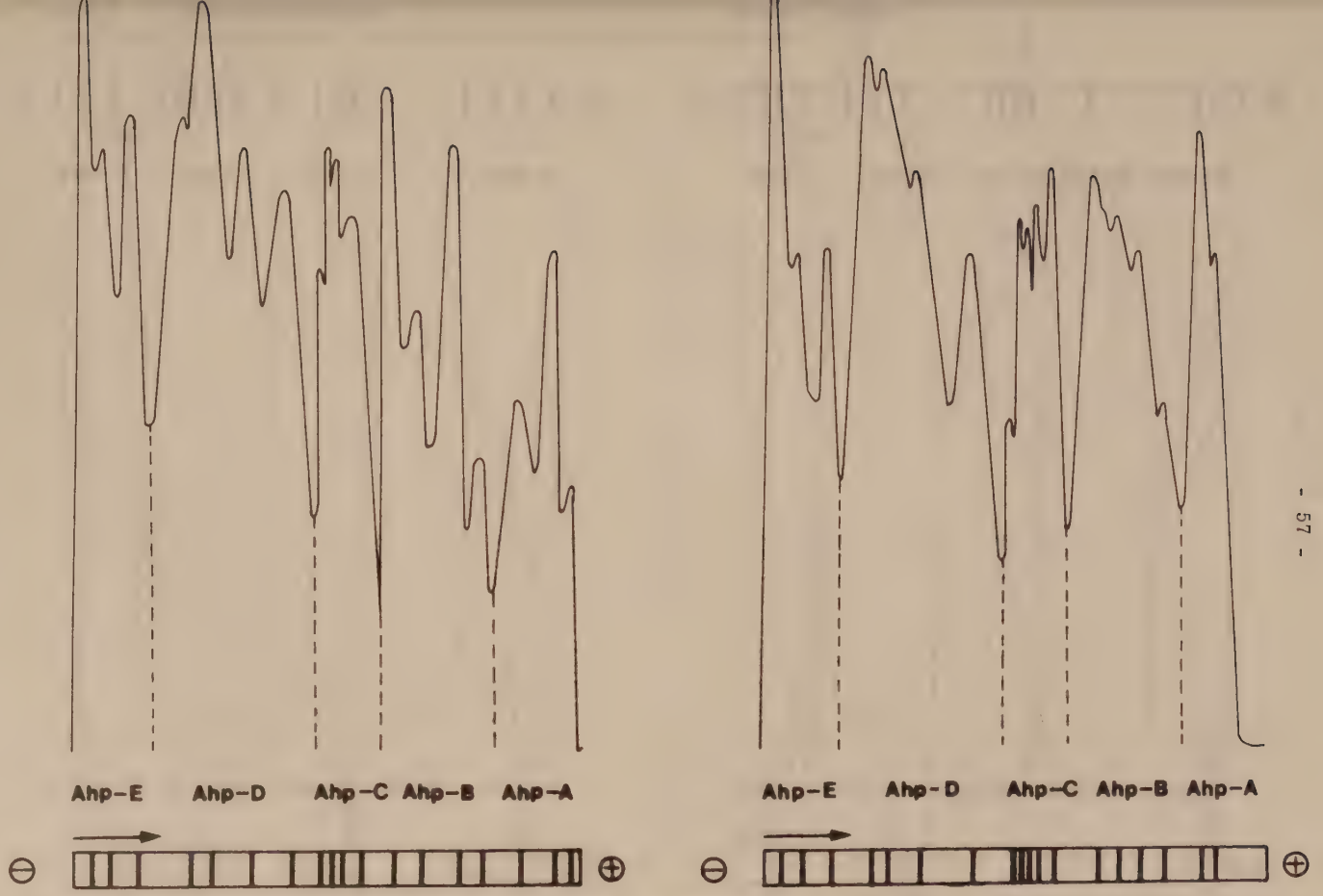


Abb. 7/8: Densitogramme und Zymogramme der Ahp-Aktivität von
Carabus problematicus Carabus nemoralis

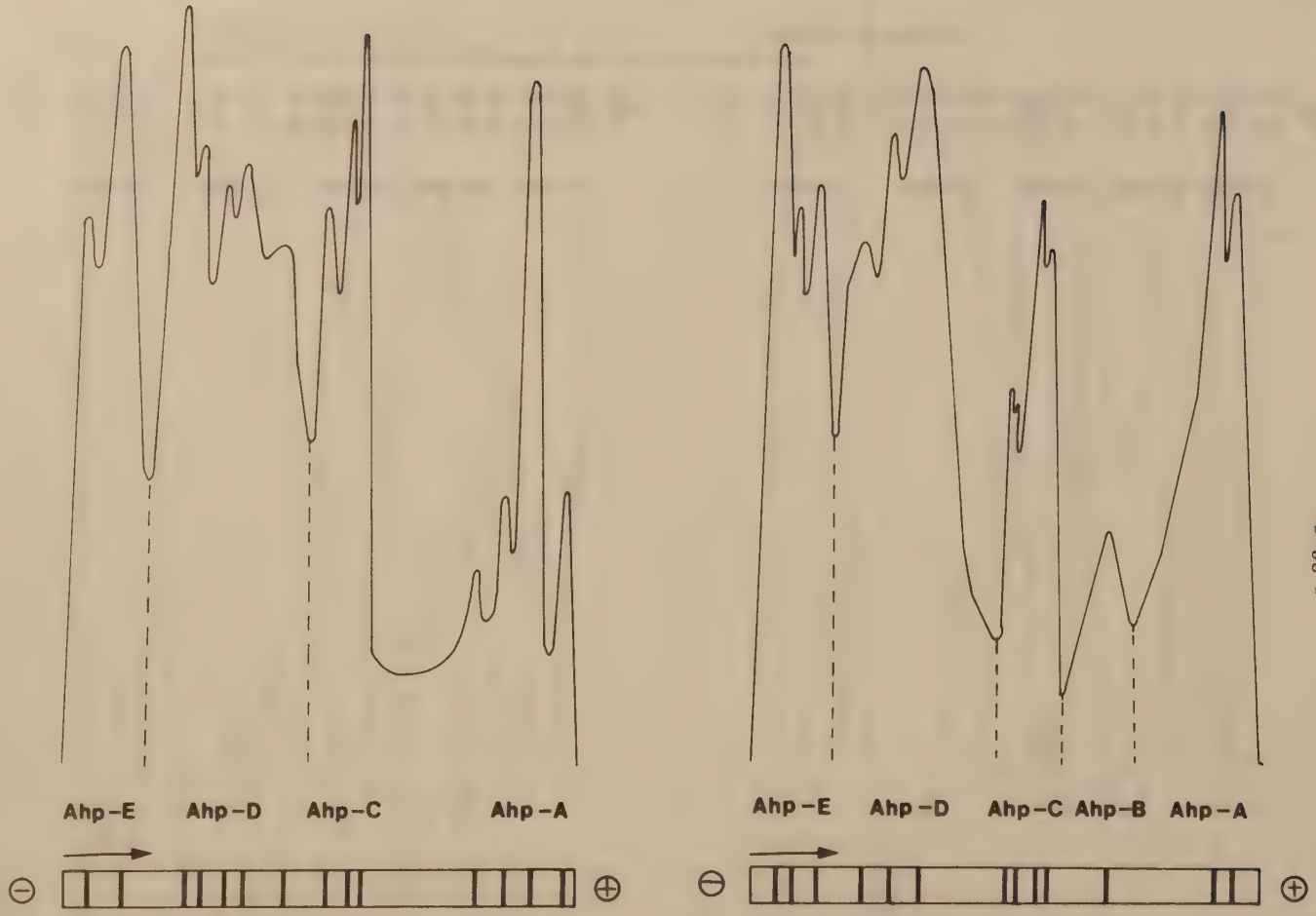


Abb. 9/10: Densitogramme und Zymogramme der Ahp-Aktivität von
Nebria brevicollis Molops piceus

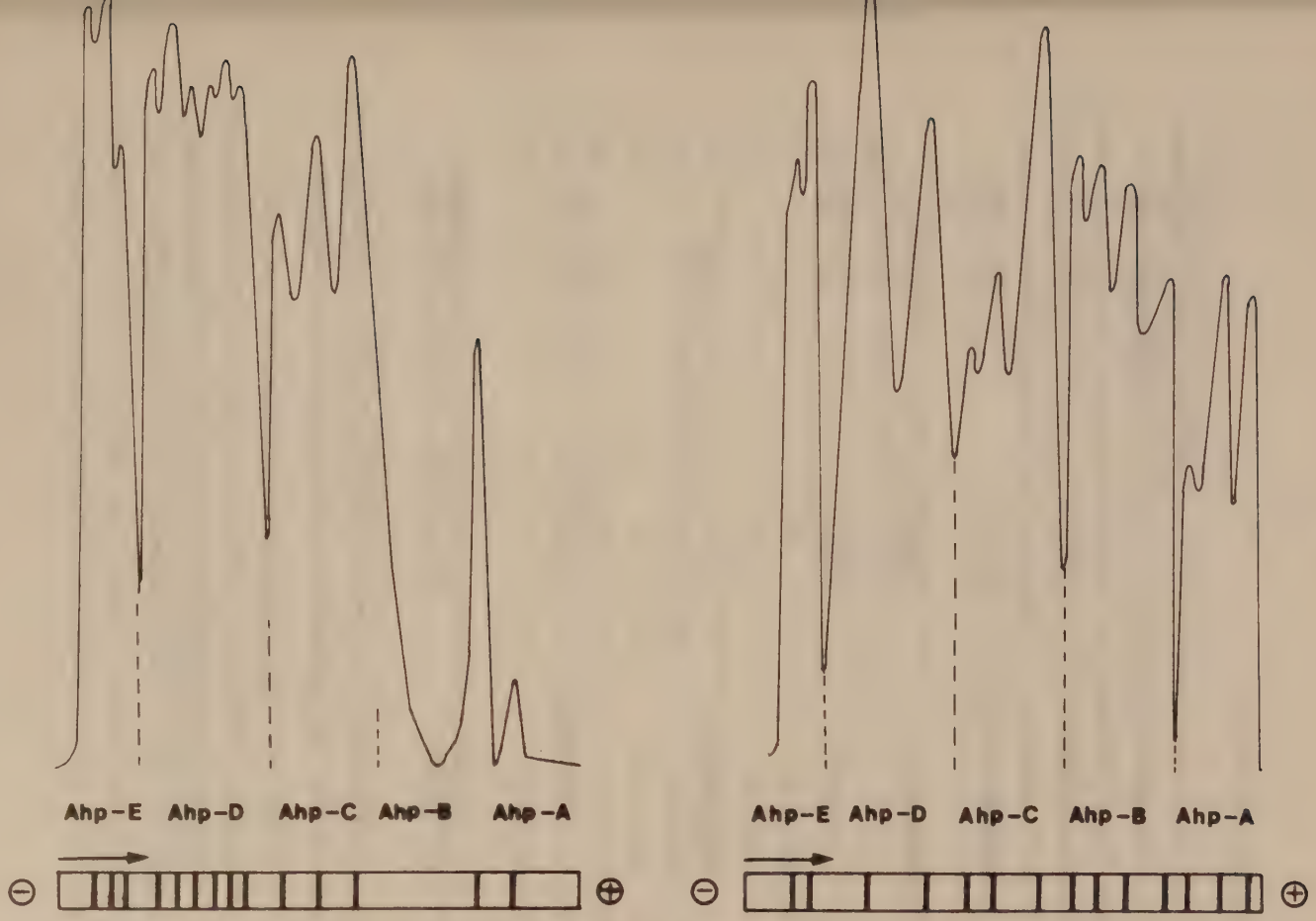


Abb. 11/12: Densitogramme und Zymogramme der Ahp-Aktivität von
Abax parallelepipedus Abax parallelus

3.1.2. ESTERASEN

Alle untersuchten Carabiden-Hämolymph-Proben zeigten α-Naphthylacetat-spezifische Esterase-Aktivität. Es konnten bei den neun Arten 4 bis 5 Esterase-Loci identifiziert werden (Est-A, Est-B, Est-C, Est-D und Est-E). Die Mehrzahl der Loci erwies sich als polymorph (2 bis 6 Isoenzyme pro Genlocus). Die maximale Allelzahl ist aus Tab.2 und aus Abb.13 zu ersehen.

Species	maximale Allelzahl pro Genlocus					
	Est-A	Est-B	Est-C	Est-D	Est-E	zus.
C. coriaceus	-	2	5	4	2	13
C. violaceus	5	2	-	3	2	12
C. auronitens	2	2	-	3	4	11
C. problematicus	5	2	-	3	2	12
C. nemoralis	5	2	-	3	3	13
N. brevicollis	2	6	2	5	-	15
M. piceus	2	6	2	3	2	15
A. parallelepipedus	3	5	5	4	2	19
A. parallelus	2	5	5	4	2	18

Tab.2: Maximale Allelzahl an den Est-Loci von neun Carabiden-Arten

Die Verteilung der einzelnen Loci ist aus Abb.13 ersichtlich; die Isoenzymbanden sind dort qualitativ und nicht quantitativ dargestellt.

Die beiden Abax-Arten zeigen die Bandenhöchstzahl von 19 bzw. 18 Isoenzymen. Allerdings sei dazu gesagt, daß diese Höchstzahl nur innerhalb von Populationen und nicht bei einem einzigen Individuum aufgetreten ist. A. parallelepipedus und A. parallelus weisen am Est-A-Locus maximal 2 bzw. 3, am Est-B- und am Est-C-Locus 5, am Est-D-Locus 4 und am Est-E-Locus 2 Isoenzyme auf. Dabei ist

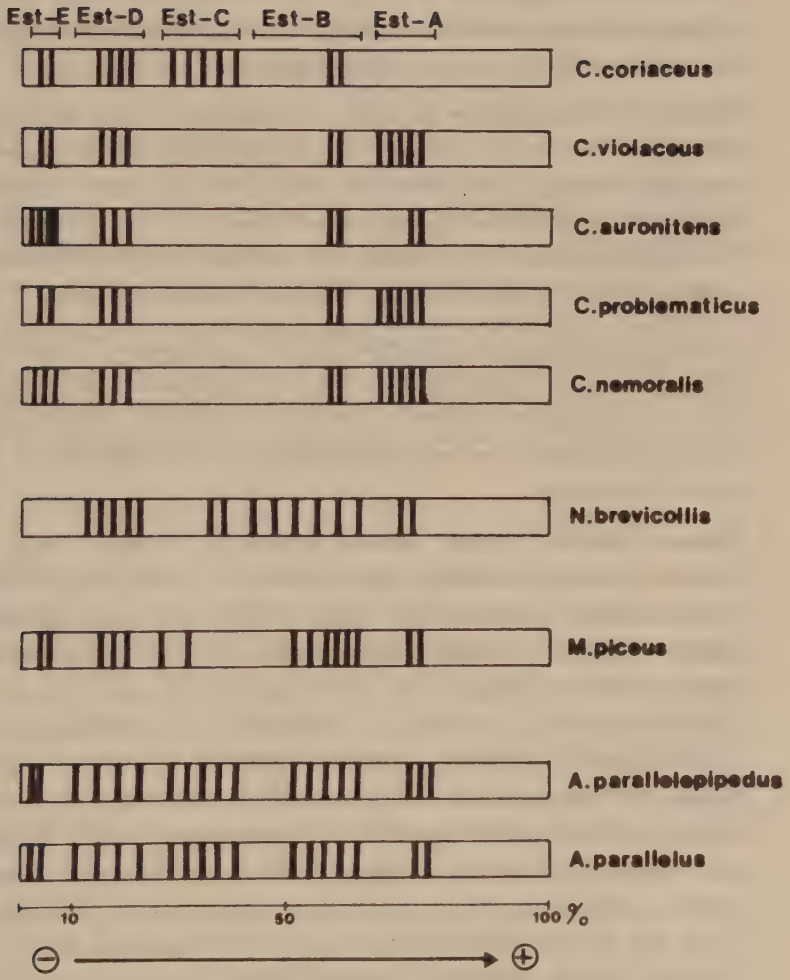


Abb. 13: Esterase-Zymogramme von neun Carabiden-Arten (Der Start befindet sich an der Trennlinie Sammelgel/ Trenngel)

die relative Beweglichkeit der einzelnen Genlocus-Systeme identisch, so daß eine taxonomische Unterscheidung der beiden Arten anhand der Esterase-Muster nicht verifizierbar wäre.

Ebenfalls fünf polymorphe Esterase-Loci sind bei Molops piceus identifizierbar. Die relativen Mobilitäten der einzelnen Banden unterscheiden sich geringfügig von denen der Abax-Arten, was unter Umständen auf die nahe systematische Verwandtschaft (s. Abschnitt 2.1.1.) zurückzuführen sein könnte. Besonders die dimorphe Est-C-Locus zeigt geringere R_f-Werte (27-32%) als bei letzteren (29-41%).

Nebria brevicollis weist ein typisches art- (oder genus-?) spezifisches Esterase-Zymogramm auf: vier identifizierbare Loci mit maximal 15 Isoenzymbanden (Abb.13 Mitte). Der bei allen anderen untersuchten Carabiden-Arten vorkommende Est-E-Locus fehlt bei N. brevicollis vollständig.

Die fünf Arten der Gattung Carabus zeigen mit Ausnahme von C. coriaceus keinerlei artspezifische Unterschiede, wohl aber deutliche Genus-Spezifität gegenüber den Genera Nebria und Molops, geringfügigere Unterschiede gegenüber dem Genus Abax. Als Charakteristikum tritt der Est-B-Locus bei allen fünf Arten dimorph, und der Est-D-Locus bei C. violaceus, C. auronitens, C. problematicus und C. nemoralis trimorph auf. Letzterer bildet bei C. coriaceus vier Banden. C. coriaceus fällt auch insofern aus der Reihe, als bei dieser Art der Est-A-Locus gänzlich zu fehlen scheint, dafür jedoch ein wahrscheinlich hochpolymorpher Est-C-Locus erscheint, dessen Banden mit ihren R_f-Werten fast mit denjenigen von A. parallelepipedus und A. parallelus übereinstimmen. Die Ergebnisse für C. coriaceus sind jedoch nicht signifikant, da das Untersuchungsmaterial zu gering war (s. Abschnitt 2.1.2.) und daher auch nicht für populationsgenetische Zwecke herangezogen wurde. Das gleiche gilt auch für C. auronitens.

3.2. INTRASPEZIFISCHE VARIATION

3.2.1. DIE ALLELFREQUENZEN AN DEN AHP-LOCI UND IHRE GEOGRAPHISCHE VERTEILUNG

3.2.1.1. Carabus violaceus

Die elektrophoretische Trennung in Polyacrylamidgelen ergab bis zu 18 Isoenzym(=protein)banden. Diese konnten fünf Loci zugeordnet werden. Der Ahp-A-Locus tritt in allen Populationen monomorph, der Ahp-E-Locus dimorph auf. Die drei verbleibenden Loci (Ahp-B, Ahp-C und Ahp-D) weisen jeder bis maximal fünf Isoenzymbanden auf, die wahrscheinlich von fünf codominanten Allelen eines autosomalen Genlocus determiniert werden. Die Allelfrequenzen sind Tab.3 zu entnehmen.

	Ahp-B^1	Ahp-B^2	Ahp-B^3	Ahp-B^4	Ahp-B^5
SB-Jf	0,200	0,200	0,200	0,200	0,200
SB-Jh	0,068	0,295	0,068	0,295	0,274
SAB	0,290	0,065	0,065	0,290	0,290
KL	0,300	0,067	0,067	0,300	0,266
	Ahp-C^1	Ahp-C^2	Ahp-C^3	Ahp-C^4	Ahp-C^5
SB-Jf	0,034	0,276	0,173	0,276	0,241
SB-Jh	0,116	0,302	0,070	0,302	0,209
SAB	0,250	0,250	0,250	0,250	-
KL	0,267	0,300	-	0,300	0,133
	Ahp-C^1	Ahp-D^2	Ahp-D^3	Ahp-D^4	Ahp-D^5
SB-Jf	0,176	0,176	0,236	0,206	0,206
SB-Jh	0,279	0,233	0,256	0,070	0,163
SAB	0,281	0,219	0,219	0,094	0,188
KL	0,235	0,206	0,235	0,059	0,265

Tab.3: Allelfrequenzen an 3 Ahp-Loci von Carabus violaceus

Ahp-B-Locus: Am Ahp-B-Genlocus sind die Allelfrequenzen der Saarburger und der Kaiserslauterner Population nahezu identisch: die Ahp-B^2- und Ahp-B^3-Allelfrequenzen sind sehr niedrig (unter 10%), während die restlichen drei Allele in gleichmäßig starker Häufigkeit vertreten sind. Die Population aus SB-Jh läßt sich bezüglich der Ahp-B^4- und Ahp-B^5-Allelhäufigkeiten noch mit den rheinlandpfälzischen Populationen vergleichen. Bei den ersten drei Allelen dieses Locus hat jedoch eine Verschiebung der Häufigkeit zugunsten des Ahp-B^2-Allels stattgefunden, während Ahp-B^1 und Ahp-B^2 geringere Häufigkeiten zeigen. Gänzlich aus diesem Konzept fällt die Population aus SB-Jf. Ihre Allele am Ahp-B-Locus weisen alle die Frequenz $p = 0,2$ auf, was auf einen hohen Polymorphismus bzw. Heterozygoten-Anteil dieser stark anthropogen belasteten Population hindeutet.

Ahp-C-Locus: Der Ahp-C-Locus zeigt sich hinsichtlich der vier untersuchten Populationen äußerst variabel. Mit Ausnahme des Ahp-C^1-Allels der Population aus SB-Jf, des Ahp-C^2-Allels der Population aus SB-Jh, des Ahp-C^5-Allels der Saarburger Population und des Ahp-C^3-Allels der Kaiserslauterner Population treten alle Allele mit einer Frequenz von 10% bis knapp über 30% auf. Eine Tendenz läßt sich nicht ablesen.

Ahp-D-Locus: Dies trifft auch für die Häufigkeiten am Ahp-D-Locus zu, wenn auch die Allelfrequenzen der SB-Jf-Population am ausgeglichensten (zwischen 0,17 und 0,24) sind. Das Ahp-D^4-Allel zeigt aber bei den übrigen drei Populationen sehr geringe Häufigkeiten unter 0,1.

3.2.1.2. Carabus problematicus

Es konnten bis zu 23 Isoenzymbanden aufgetrennt werden, die fünf zum Teil hochpolymorphen Loci zugeordnet wurden. Die Loci Ahp-B und Ahp-E sind für alle sieben Populationen aus Saarbrücken, dem Odenwald und aus dem Fichtelgebirge tetra- bzw. trimorph. Die restlichen drei Isoenzymgruppen werden wahrscheinlich von 5, 4 und 7

codominaten Allelen jeweils eines autosomalen Genlocus determiniert. Ihre Allelfrequenzen sind Tab.4 zu entnehmen.

	Ahp-A^1	Ahp-A^2	Ahp-A^3	Ahp-A^4	Ahp-A^5
SB-Scha	0,086	0,305	0,237	0,186	0,186
SB-Kb	0,171	0,171	0,658	-	-
SB-Jf	0,129	0,290	0,258	0,161	0,161
SB-Jh	0,204	0,204	0,592	-	-
SB-Schw	0,204	0,204	0,592	-	-
N'GEM	-	-	1,000	-	-
GRUB	0,326	0,326	0,348	-	-

	Ahp-C^1	Ahp-C^2	Ahp-C^3	Ahp-C^4
SB-Scha	0,265	0,191	0,279	0,265
SB-Kb	0,111	0,254	0,524	0,111
SB-Jf	0,133	-	0,734	0,133
SB-Jh	0,238	0,219	0,305	0,238
SB-Schw	0,222	0,178	0,378	0,222
N'GEM	0,254	0,254	0,238	0,254
GRUB	0,230	0,262	0,246	0,262

	Ahp-D^1	Ahp-D^2	Ahp-D^3	Ahp-D^4	Ahp-D^5	Ahp-D^6	Ahp-D^7
SB-Scha	0,244	0,146	0,073	0,085	0,280	0,062	0,110
SB-Kb	0,289	0,115	0,038	0,096	0,327	0,038	0,096
SB-Jf	0,324	0,189	-	-	0,351	0,054	0,081
SB-Jh	0,260	0,213	0,039	0,094	0,307	0,024	0,063
SB-Schw	0,232	0,144	0,072	0,120	0,280	0,040	0,112
N'GEM	0,174	0,116	0,145	0,188	0,174	-	0,203
GRUB	0,198	0,105	0,116	0,198	0,198	-	0,186

Tab.4: Allelfrequenzen an 3 Ahp-Loci von Carabus problematicus

Ahp-A-Locus: Nur in zwei Populationen (SB-Scha und SB-Jf) treten

die beiden Allele Ahp-A^4 und Ahp-A^5 in relativ geringer Häufigkeit (16 bis 19%) auf; die anderen Populationen sind für den Ahp-A-Locus nur trimorph bzw. monomorph (Neckargemünd), d.h. die Allele Ahp-A^4 und Ahp-A^5 fehlen (p = 0). Dominierendes Allel ist hier Ahp-A^3, das mit einer Häufigkeit von 35 bis 100% auftritt. Die beiden Saarbrücker Populationen vom Jägerheim und vom Schanzenberg weisen identische Häufigkeitsverteilungen auf; die Kaninchenberg-Population ist diesen sehr ähnlich. Die beiden restlichen Populationen aus SB-Scha und SB-Jf fallen aus diesem Bild signifikant heraus, ebenso die Populationen aus Neckargemünd und aus Grub, die wiederum völlig andere Verteilungsmuster zeigen: ein in 100%iger Häufigkeit auftretendes Ahp-A^3-Allel (Neckargemünd) und drei in gleichmäßiger Häufigkeit auftretende Allele in Grub (Tab.4).

Ahp-C-Locus: Mit Ausnahme des Ahp-C^2-Allels der Population aus SB-Jf tritt kein Allel in irgendeiner Population unter 11 % und über 30% Häufigkeit auf, was auf einen relativ ausbalancierten Polymorphismus hinweist. Besonders im Gleichgewicht zeigen sich die Populationen aus Neckargemünd und Grub; und im Grunde auch diejenigen aus SB-Schw, SB-Jh und SB-Scha. Die Population aus SB-Kb und in ganz besonderem Maße die aus SB-Jf sind weniger polymorph, da bei ihnen das Ahp-C^3-Allel dominiert (Frequenzen von 52,2 und 73,4%).

Ahp-D-Locus: Die Häufigkeiten der sieben codominanten Allele schwanken in allen Populationen zwischen 0 und 35%. Die ausbalanciertesten Populationen sind diejenigen aus Neckargemünd und aus Grub. Innerhalb der fünf untersuchten Saarbrücker Populationen ist vom Stadtrand (Schwarzenberg) zum Stadtinnern (Jägerheim - Kaninchenberg - Schanzenberg - Jägersfreude) der Trend abzulesen, daß der Anteil der Ahp-D^3 und Ahp-D^4-Allele immer geringer wird. Für Populationen aus SB-Jf ist die Frequenz dieser beiden Allele auf 0 abgesunken. Die Frequenz des seltenen Ahp-D^6-Allel, die bei den Populationen aus Grub und Neckargemünd 0 war, bleibt bei den Saarbrücker Populatio-

nen konstant zwischen 0,024 und 0,062. Gemeinsam mit dem bereits erwähnten Absinken der Ahp-D^3- und Ahp-D^5-Allelfrequenzen geht synchron ein Ansteigen der Ahp-D^1 und Ahp-D^5-Allelfrequenzen bis zu einem Maximum von 0,324 bzw. 0,351 in der Population aus SB-Jf vonstatten.

3.2.1.3. Carabus nemoralis

Für die maximal 19 aufgefundenen Isoenzymbanden konnten fünf Ahp-Loci identifiziert werden. Drei von ihnen, die Loci Ahp-A, Ahp-B und Ahp-E, treten in allen Populationen einheitlich auf, der Ahp-A-Locus dimorph, die Ahp-B und Ahp-E-Loci trimorph. Die jeweils fünf Isoenzymbanden des Ahp-C- und des Ahp-D-Locus werden je fünf codominanten Allelen an autosomalen Genloci zugeordnet. Ihre Allelfrequenzen sind aus Tab.5 zu entnehmen.

	Ahp-C^1	Ahp-C^2	Ahp-C^3	Ahp-C^4	Ahp-C^5
SB-Scha	0,234	0,170	0,170	0,298	0,128
SB-Kb	0,200	0,150	0,100	0,450	0,100
SB-Jf	0,067	0,400	0,067	0,433	0,033
SB-Jh	0,205	0,128	0,103	0,462	0,103
SB-Schw	0,154	0,154	0,077	0,538	0,077

	Ahp-D^1	Ahp-D^2	Ahp-D^3	Ahp-D^4	Ahp-D^5
SB-Scha	0,209	0,164	0,209	0,209	0,209
SB-Kb	0,250	-	0,250	0,250	0,250
SB-Jf	0,200	0,200	0,200	0,200	0,200
SB-Jh	0,250	-	0,250	0,250	0,250
SB-Schw	0,250	-	0,250	0,250	0,250

Tab.5: Allelfrequenzen an 2 Ahp-Loci von Carabus nemoralis

Ahp-C-Locus: Die Allelfrequenzen der fünf Saarbrücker Populationen

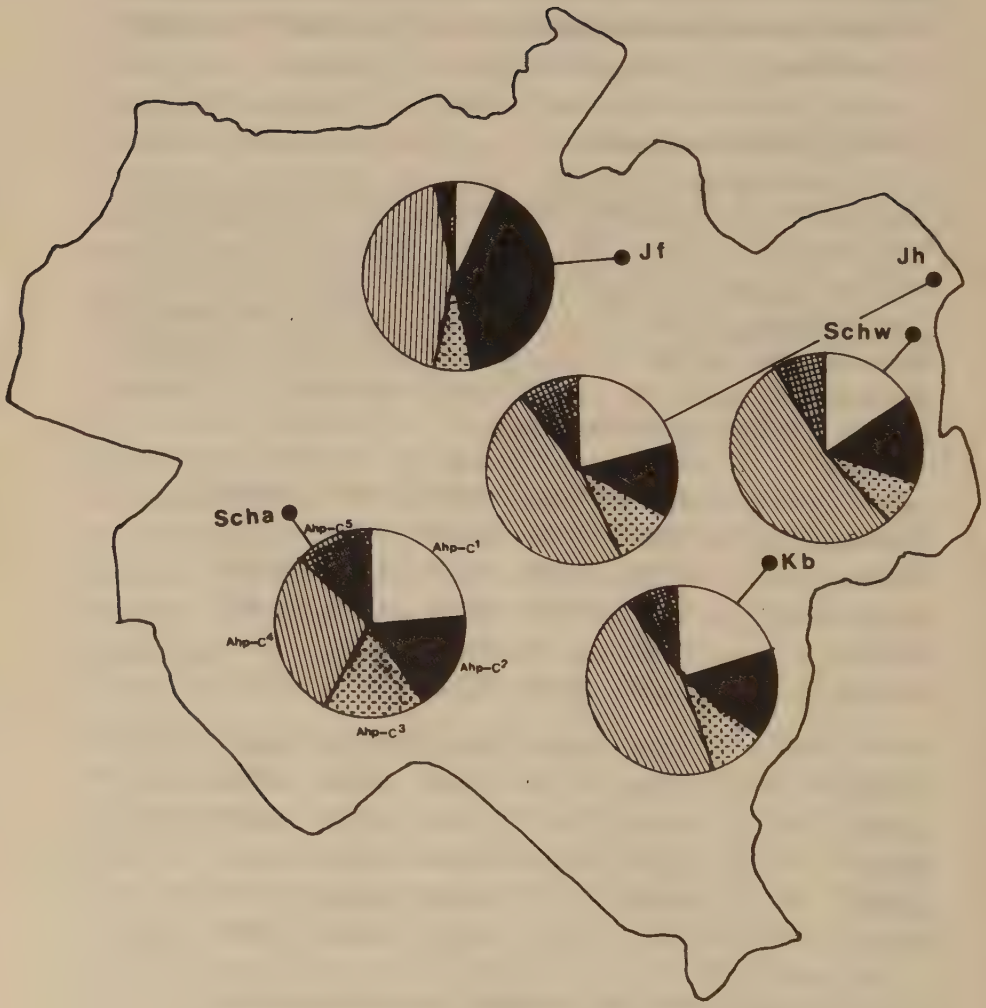


Abb. 14: Verteilung der Allelfrequenzen am Ahp-C-Locus von fünf Saarbrücker Populationen von C. nemoralis

schwanken beträchtlich. Leider liegen keinerlei Vergleichswerte aus anderen Orten vor. Die Population mit dem ausbalanciertesten Polymorphismus ist die aus SB-Scha mit Frequenzen zwischen 0,17 und 0,30. Häufigkeitsmaximum zeigt hier das Ahp-C^4-Allel. Die Häufigkeit dieses Allels wächst bei der Jägersfreude-Population bereits auf 0,433, am Kaninchenberg auf 0,450, am Jägerheim auf 0,462 und bei der Schwarzenberg-Population auf 0,538. Dieses Anwachsen geht synchron mit einer Abnahme des Ahp-C^3, Ahp-C^5 und - im Falle der Jägersfreude-Population - des Ahp-C^1-Allels. In letzterer ist außerdem eine starke Frequenzzunahme des Ahp-C^2-Allels zu vermerken. Am ähnlichsten sind wiederum die Nachbarpopulationen vom Jägerheim und vom Schwarzenberg, was auf einen rezenten Genaustausch schließen läßt. Die Variation der Allelfrequenz-Verteilung am Ahp-C-Locus, die wohl der Umweltheterogenität an den einzelnen Biotopen korreliert ist, ist aus Abb.14 erkennbar.

Ahp-D-Locus: Die drei Populationen vom Kaninchenberg, vom Jägerheim und vom Schwarzenberg haben identische Frequenzen (mit Ahp-D^1 = Ahp-D^3 = Ahp-D^4 = Ahp-D^5 = 0,25). Das Ahp-D^2-Allel fehlt hier. Dagegen ist es bei den Populationen vom Schanzenberg mit einer Häufigkeit von 0,164 und von der Jägersfreude mit einer Häufigkeit von 0,2 vertreten. Die beiden letztgenannten zeigen ähnliche, ausgewogene Frequenzverteilungen zwischen 0,16 und 0,21.

3.2.1.4. Nebria brevicollis

Es zeigten sich maximal 16 Banden (s. Tab.6), die in vier Isoenzymgruppen zusammengefaßt werden konnten. Ein den Carabus-Arten vergleichbarer Ahp-B-Locus fehlt gänzlich. An dem Ahp-D-Locus sind bei allen fünf untersuchten Populationen fünf Allele mit gleicher Frequenz (p = 0,2) beteiligt. Die Allelfrequenzen an den restlichen drei Loci verteilen sich wie folgt:

Ahp-A-Locus: Die beiden häufigsten Allele sind bei allen Populationen

	Ahp-A^1	Ahp-A^2	Ahp-A^3	Ahp-A^4	Ahp-A^5
SB-Kb	0,188	0,156	0,250	0,219	0,188
SB-Jh	0,043	0,130	0,348	0,348	0,130
SB-Schw	0,047	0,095	0,381	0,333	0,143
SAB	-	0,188	0,437	0,188	0,188
KL	-	-	0,500	0,500	-

	Ahp-C^1	Ahp-C^2	Ahp-C^3	Ahp-E^1	Ahp-E^2	Ahp-E^3
SB-Kb	0,444	0,444	0,112	0,500	0,063	0,437
SB-Jh	0,364	0,364	0,273	0,380	0,380	0,238
SB-Schw	0,381	0,381	0,238	0,364	0,318	0,318
SAB	0,333	0,333	0,333	0,333	0,333	0,333
KL	0,333	0,333	0,333	0,333	0,333	0,333

Tab.6: Allelfrequenzen an 3 Ahp-Loci von Nebria brevicollis

Ahp-A^3 und Ahp-A^4. Für das Ahp-A-Allel ist ein signifikantes Ansteigen der Frequenz von der Population aus SB-Kb über die Population aus SB-Jh, SB-Schw, SAB zur Kaiserslauterner Population festzustellen, welches eine Korrelation zum "Belastungsgrad" an den jeweiligen Standorten andeuten könnte. Die klinale Veränderung des Ahp-A^3-Allels wird in Abb.15 veranschaulicht. Parallel zu dieser Frequenzsteigerung läuft ein Absinken des Ahp-A^1-Allels, welches bei der Saarburger und bei der Kaiserslauterner Population gänzlich verschwunden ist. Die Ahp-A^2- und Ahp-A^5-Allele balancieren mit Ausnahme bei der Kaiserslauterner Population mit Frequenzen zwischen 0,095 und 0,188. In letzterer fehlen sie.

Ahp-C-Locus: Während die beiden rheinland-pfälzischen Populationen identische Allelfrequenzen haben, zeigen die Populationen aus Saarbrücken ein Anwachsen des Ahp-C^1- und des Ahp-C^2-Allels und eine Abnahme des Ahp-C^3-Allels zum Stadtzentrum hin. Extrema zeigt die Population aus SB-Kb.

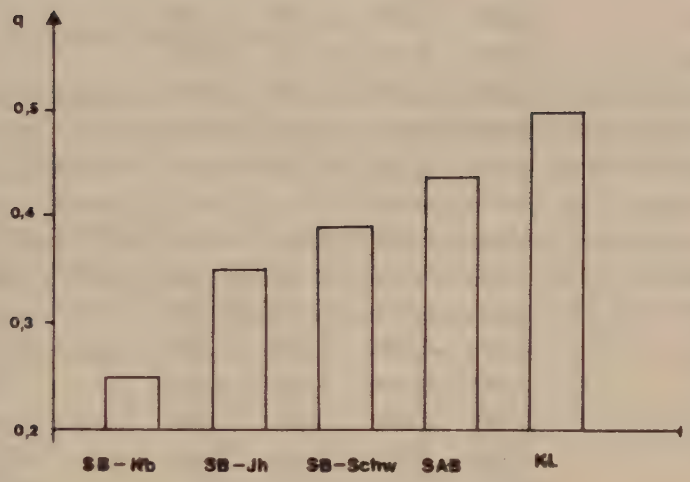


Abb. 15: Frequenzsteigerung des Ahp-A^3-Allels von Nebria brevicollis

Ahp-E-Locus: Die Verteilung an diesem Genlocus zeigt in etwa die gleiche Tendenz wie die durch den Ahp-C-Locus determinierten Allele: ein Ansteigen zweier Allele zum Stadtinnern hin (Ahp-E^1 und Ahp-E^3) sowie ein Abfall der Frequenz des Ahp-E^2-Allels. Letzteres hat bei der Population vom Kaninchenberg nur noch eine Häufigkeit von 0,063.

3.2.1.5. Molops piceus

M. piceus zeigt maximal 16 Ahp-Isoenzyme. Sie konnten in fünf Gruppen zusammengefaßt werden, wobei Ahp-A in allen Populationen dimorph mit Frequenzen von q = 0,5, Ahp-B monomorph und Ahp-E trimorph mit Frequenzen von q = 0,333 auftritt. Die Allelfrequenzen von Ahp-C und Ahp-D sind aus Tabelle 7 zu ersehen.

	Ahp-C^1	Ahp-C^2	Ahp-C^3	Ahp-C^4
SB-Scha	0,231	0,256	0,205	0,308
SB-Jf	0,250	0,250	0,250	0,250
SB-Schw	0,195	0,244	0,195	0,366
BOU	0,182	0,273	0,136	0,409
WÜ	0,129	0,387	0,129	0,355
HEL	0,119	0,381	0,119	0,381

	Ahp-D^1	Ahp-D^2	Ahp-D^3	Ahp-D^4	Ahp-D^5	Ahp-D^6
SB-Scha	0,155	0,138	0,207	0,155	0,121	0,224
SB-Jf	-	0,333	0,333	0,333	-	-
SB-Schw	0,111	0,127	0,238	0,159	0,111	0,254
BOU	0,115	0,308	0,077	0,115	-	0,385
WÜ	0,048	0,095	0,238	0,262	0,071	0,286
HEL	0,053	0,088	0,246	0,263	0,070	0,281

Tab. 7: Allelfrequenzen an 2 Ahp-Loci von Molops piceus

Ahp-C-Locus: Die Allelfrequenzen am Ahp-C-Locus sind relativ ausbalanciert. Dies trifft besonders auf die drei Saarbrücker Populationen zu. Bei ihnen reichen die Frequenzen von wenigstens 0,195 bis höchstens 0,366. Bei der südwestlichen Population aus Burgund (BOU) dominiert das Ahp-C^4-Allel (q = 0,409), während die Allele Ahp-C^1 und Ahp-C^2 auf weit unter 0,2 absinken. Diesem Schema gehorchen auch die östlichen Populationen aus Unterfranken.

Ahp-D-Locus: Innerhalb der drei Saarbrücker Populationen gibt es breitgefächerte Schwankungen; während die Population vom Schanzenberg und vom Schwarzenberg etwa identische Häufigkeitsverteilungen zeigen, hat die Population von SB-Jf gänzlich andere Frequenzen. Die beiden unterfränkischen Populationen haben die Maxima bei den Allelen Ahp-D^3 und Ahp-D^4, während diese bei der Population aus Burgund bei den Allelen Ahp-D^2 und Ahp-D^6 anzutreffen sind. Eine

klinale Tendenz läßt sich nicht ablesen.

3.2.1.6. Abax parallelepipedus

A. parallelepipedus zeigt hinsichtlich der Allgemeinen Hämolymphproteine wenig Variabilität im Frequenz-Verteilungsmuster. Neben drei polymorphen Loci treten zwei (Ahp-A und Ahp-B) in allen Populationen monomorph auf. Von den polymorphen Loci sind wiederum zwei (Ahp-C und Ahp-E) in allen 16 Populationen tri- bzw. quatromorph mit jeweiligen Frequenzen von 0,333 bzw. 0,250. Nur der Ahp-D-Locus (Tab.8) zeigt Frequenzverschiebungen innerhalb der einzelnen Populationen. Der autosomale Genlocus wird von sechs codomi-

	Ahp-D^1	Ahp-D^2	Ahp-D^3	Ahp-D^4	Ahp-D^5	Ahp-D^6
SB-St.J	0,187	0,187	0,187	0,146	0,146	0,146
SB-Scha	0,178	0,167	0,167	0,155	0,167	0,167
SB-Kb	0,185	0,176	0,176	0,150	0,160	0,153
SB-Jf	0,198	0,148	0,198	0,148	0,110	0,198
SB-Jh	0,273	0,141	0,273	0,020	0,273	0,020
SB-Schw	0,282	0,109	0,282	0,018	0,291	0,018
BOU	0,105	0,263	0,105	0,237	0,053	0,237
WSW	0,047	0,286	0,047	0,286	0,047	0,286
SAB	0,276	0,103	0,276	0,034	0,276	0,034
HOM	0,333	-	0,333	-	0,333	-
KL	0,250	0,091	0,250	0,068	0,273	0,068
N'GEM	0,071	0,036	0,286	0,250	0,286	0,071
WÜ	0,030	0,015	0,288	0,303	0,318	0,045
HEL	0,018	0,018	0,298	0,316	0,316	0,035
BRKL	-	-	0,333	0,333	0,333	-
GRUB	0,056	0,056	0,241	0,296	0,296	0,056

Tab.8: Allelfrequenzen am Ahp-D-Locus von Abax parallelepipedus

nanten Allelen determiniert. Die Populationen östlich des Rheins zeigen für alle Allelfrequenzen Übereinstimmungen, nämlich ein Überwiegen der Allele Ahp-D^3, Ahp-D^4 und Ahp-D^5, während die Populationen westlich des Rheins mit Ausnahme der französischen und verschiedener Saarbrücker Häufigkeitsmaxima an den Allelen Ahp-D^1, Ahp-D^3 und Ahp-D^5 haben. Diese genannten Allele treten bei der Homburger Population in maximal erreichbarer Frequenz von q = 0,333 auf. Die französischen Populationen haben ihre Häufigkeitsmaxima bei den Allelen Ahp-D^2, Ahp-D^4 und Ahp-D^6. Die sechs Populationen aus dem Verdichtungsraum Saarbrücken zeigen zwei verschiedene Tendenzen: Populationen vom Schwarzenberg und vom benachbarten Jägerheim gleichen den rheinland-pfälzischen und Homburger Populationen; die restlichen vier weisen auf einen ausgeprägten balancierten Polymorphismus mit einem engen Frequenz-Spektrum zwischen 0,110 und 0,198 für alle beteiligten Allele hin.

3.2.1.7. Abax parallelus

Die Trennung der Hämolymphproteine ergab im Höchstfall 17 distinkte Banden, die in fünf Gruppen zusammengefaßt werden konnten. Alle Gruppen zeigen sich enorm polymorph, eine geographische Variation ist nur am Ahp-B- und am Ahp-C-Locus feststellbar. Der Ahp-A-Locus wird in allen 11 Populationen von drei gleichhäufigen Allelen determiniert, die dimorphen Ahp-D- und Ahp-E-Loci von zwei Allelen gleicher Häufigkeit (q = 0,5). Die Frequenzen für den Ahp-B- und den Ahp-C-Locus sind aus Tab.9 zu entnehmen.

Ahp-B-Locus: Der Ahp-B-Locus weist sechs Allele auf, von denen keines besonders häufig ist. Die höchste Frequenz zeigt das Ahp-B^6-Allel bei der Population aus dem Steigerwald (HEL) mit q = 0,366 und bei der Population aus Brücklein bei Kulmbach mit q = 0,444. Es lassen sich wenige klinale Veränderungen feststellen. Die niedrigen Frequenzen schwanken von Population zu Population. Nur bei den Po-

	Ahp-B^1	Ahp-B^2	Ahp-B^3	Ahp-B^4	Ahp-B^5	Ahp-B^6
SB-Scha	0,181	0,173	0,126	0,134	0,213	0,173
SB-Kb	0,250	0,125	0,156	0,125	0,188	0,156
SB-Jf	0,065	0,065	-	0,304	0,283	0,283
SB-Jh	0,099	0,113	0,028	0,268	0,253	0,239
SB-Schw	0,054	0,073	0,018	0,309	0,273	0,273
BOU	0,200	0,200	-	0,200	0,200	0,200
WSM	0,111	0,111	-	0,333	0,222	0,222
KL	0,063	0,281	0,063	0,125	0,187	0,281
WÜ	0,023	0,250	0,091	0,159	0,182	0,295
HEL	0,012	0,329	0,085	0,098	0,110	0,366
BRKL	-	0,333	-	0,111	0,111	0,444

	Ahp-C^1	Ahp-C^2	Ahp-C^3	Ahp-C^4
SB-Scha	0,364	0,136	0,261	0,239
SB-Kb	0,375	0,083	0,292	0,250
SB-Jf	0,237	0,289	0,316	0,158
SB-Jh	0,429	0,143	0,204	0,224
SB-Schw	0,428	0,143	0,143	0,286
BOU	0,143	0,333	0,238	0,286
WSM	0,100	0,300	0,300	0,300
KL	0,133	0,333	0,267	0,267
WÜ	0,293	0,293	0,097	0,317
HEL	0,312	0,301	0,097	0,290
BRKL	0,333	0,333	0,084	0,250

Tab.9: Allelfrequenzen an 2 Ahp-Loci von Abax parallelus

pulationen von Kaiserslautern ostwärts bis Kulmbach lassen sich eine Abnahme des Ahp-B^1-Allels und eine Zunahme der Ahp-B^2- und Ahp-B^6-Allele erkennen. Bei den Populationen aus dem Verdichtungsraum Saarbrücken bestehen ähnliche Frequenzverteilungsmuster am Schwarzenberg, am Jägerheim und an der Jägersfreude: geringe Frequenz

der Allele Ahp-B^1, B^2 und B^3, höhere Frequenzen bei den restlichen Allelen. Die Populationen vom Schanzenberg und vom Kaninchenberg sind besonders ausgeglichen, d.h. hochpolymorph.

Ahp-C-Locus: Auch dieser Genlocus erweist sich als hochpolymorph. Die 11 untersuchten Populationen lassen sich hinsichtlich ihrer Frequenz-Verteilungs-Muster in drei Gruppen gliedern: die fünf Populationen aus Saarbrücken mit Maxima für das Ahp-C^1-Allel (Ausnahme: die Jägersfreude-Population mit einem Maximum für das Ahp-C^3-Allel); die übrigen Populationen westlich des Rheins mit einem Minimum für das Ahp-C^1-Allel und die ostrheinischen Populationen mit Minima der Ahp-C^3-Allele. Die gleichmäßigste Verteilung weisen die stark "belasteten" city-nahen Populationen von SB-Scha und SB-Jf auf, mit Frequenzen zwischen 0,136 und 0,364.

3.2.2. DIE ALLELFREQUENZEN AN DEN EST-LOCI UND IHRE GEOGRAPHISCHE VERTEILUNG

3.2.2.1. Carabus violaceus

Es konnten maximal 12 Banden mit α-Naphthylacetat spezifischer Esterase-Aktivität aufgetrennt werden. Diese wurden in vier Gruppen zusammengefaßt: Est-A, Est-B, Est-D und Est-E. Ein Est-C-Genlocus, wie er bei den Genera Nebria, Molops und Abax auftritt, konnte nicht identifiziert werden. Dem Est-E-Locus werden zwei Allele zugeordnet, die in allen Populationen mit Frequenzen von q = 0,5 auftreten. Die Frequenzen an den restlichen drei Loci sind in Tab.10 zusammengefaßt.

Est-A-Locus: Mit Ausnahme der Jägersfreude-Population traten bei allen Populationen äußerst geringe oder auf 0 gesunkene Frequenzen für die Allele Est-A^2 und Est-A^4, aber hohe für die restlichen drei Allele auf. Höchste Frequenz erreicht das Est-A^1-Allel bei der Kaiserslauterner Population mit dem Höchstwert von q = 0,6. In der

	Est-A^1	Est-A^2	Est-A^3	Est-A^4	Est-A^5
SB-Jf	0,258	0,129	0,194	0,194	0,226
SB-Jh	0,352	0,081	0,243	0,081	0,243
SAB	0,530	-	0,235	-	0,235
KL	0,600	-	0,200	-	0,200

	Est-B^1	Est-B^2	Est-D^1	Est-D^2	Est-D^3
SB-Jf	0,429	0,571	0,278	0,444	0,278
SB-Jh	0,421	0,578	0,414	0,276	0,310
SAB	0,333	0,667	0,450	0,250	0,300
KL	0,364	0,636	0,474	0,052	0,474

Tab.10: Allelfrequenzen an 3 Est-Loci von Carabus violaceus

Jägersfreude-Population herrschen relativ gleichmäßig verteilte Häufigkeiten für alle fünf Allele zwischen 0,129 und 0,258 vor.

Est-B-Locus: Bei diesem dimorphen Genlocus sind die beiden Allele bei den Saarbrücker Populationen mehr oder weniger im Gleichgewicht (0,42 : 0,58 und 0,43 : 0,57). Bei den rheinland-pfälzischen Populationen verschiebt sich das Gleichgewicht zugunsten des Est-B^2-Allels auf ein q von fast 0,7.

Est-D-Locus: Hier besteht eine große Übereinstimmung der Frequenz-Verteilung bei den Populationen aus Saarburg und aus SB-Jh. Die Allele zeigen hier ein relativ ausgeglichenes Bild, höchste Frequenzen erreichen die Est-D^1-Allele. Bei der Kaiserslauterner Population findet eine Verschiebung zugunsten des Est-D^1- und des Est-D^3-Allels statt, so daß das Est-D^2-Allel nur mit einer Frequenz von 0,052 vertreten ist. Letzteres liefert wiederum für die Population aus SB-Jf höchste Häufigkeitswerte, während hier die beiden übrigen Allele niedrigere Frequenzen aufweisen.

3.2.2.2. Carabus problematicus

Bezüglich der Allelhäufigkeiten zeigt C. problematicus die gleichen Verteilungen wie C. violaceus. Auch bei dieser Art ist der Est-C-Locus dimorph mit identischen Allelfrequenzen in allen untersuchten Populationen. Die geographische Variation der Frequenzen an den übrigen Loci ist in Tab.11 zusammengefaßt.

	Est-A^1	Est-A^2	Est-A^3	Est-A^4	Est-A^5
SB-Scha	0,262	0,107	0,143	0,190	0,298
SB-Kb	0,260	0,104	0,139	0,201	0,296
SB-Jf	0,244	0,111	0,111	0,244	0,289
SB-Jh	0,263	0,102	0,139	0,197	0,299
SB-Schw	0,262	0,111	0,135	0,198	0,294
N'GEM	0,239	0,149	0,164	0,209	0,239
GRUB	0,222	0,168	0,180	0,194	0,236

	Est-B^1	Est-B^2	Est-D^1	Est-D^2	Est-D^3
SB-Scha	0,406	0,594	0,389	0,296	0,315
SB-Kb	0,395	0,605	0,492	0,246	0,262
SB-Jf	0,412	0,588	0,423	0,269	0,308
SB-Jh	0,404	0,596	0,398	0,289	0,313
SB-Schw	0,396	0,604	0,380	0,304	0,316
N'GEM	0,400	0,600	0,361	0,333	0,306
GRUB	0,417	0,583	0,340	0,320	0,340

Tab.11: Allelfrequenzen an drei Est-Loci von Carabus problematicus

Est-A-Locus: In allen Populationen herrscht ein ausgesprochenes Gleichgewicht der Allelfrequenzen vor. Niemals sinkt eine Frequenz unter 0,1 und niemals übersteigt sie den Wert von 0,3. Die fünf Saarbrücker Populationen haben nahezu identische Häufigkeitsverteilungen. Bei der Population aus Neckargemünd und Grub sind diese

leicht verschoben.

Est-B.Locus: Das gleiche Bild zeigt auch der Est-B-Locus. Die beiden Allele verhalten sich in diesen Populationen etwa wie 4 : 6 (B^1 : B^2). Geringfügige Abweichungen von diesem Verhältnis sind nicht signifikant.

Est-D-Locus: Das ideale Verhältnis der drei Allelfrequenzen zueinander von 1 : 1 : 1 wird in der Population von Grub fast erreicht. Alle anderen Populationen zeigen geringfügige Abweichungen von diesem Verhältnis, am stärksten die Population aus SB-Kb mit einer Häufigkeit des Est-D^1-Allels von q = 0,492.

3.2.2.3. Carabus nemoralis

Für C. nemoralis konnten bis zu 13 Esterase-Isoenzymbanden elektrophoretisch aufgetrennt werden. Sie werden wahrscheinlich von vier Loci bestimmt. Der Est-B-Locus ist dimorph und in allen Populationen mit der Frequenz q = 0,5 vertreten. Die Frequenz der übrigen Loci-Systeme ist aus Tab.12 ersichtlich.

Est-A-Locus: Während von der Population von SB-Scha und SB-Jf das Est-A^3-Allel die größte relative Häufigkeit aufweist, sinkt bei diesem Allel die Frequenz bei der Kaninchenberg-Population auf 0,04 und bei den Nachbarpopulationen vom Schwarzenberg und vom Jägerheim auf 0, und zwar zugunsten des Est-A^4- und des Est-A^5-Allels. Das hat zur Folge, daß die "belasteten" Populationen vom Schanzenberg und von der Jägersfreude viel stärker im Gleichgewicht liegen als die übrigen. In Abb.16 ist dieses Phänomen verdeutlicht.

Est-D-Locus: Für das Est-D^2-Allel ist innerhalb der städtischen Populationen ein ständiges Absinken von q = 0,316 in SB-Jf bis q = 0,091 am Schwarzenberg zu erkennen. Parallel hierzu geht ein Ansteigen der Est-D^1-Allelfrequenzen, während das Est-D^3-Allel relativ konstant bleibt mit nicht signifikanten Schwankungen von 0,342

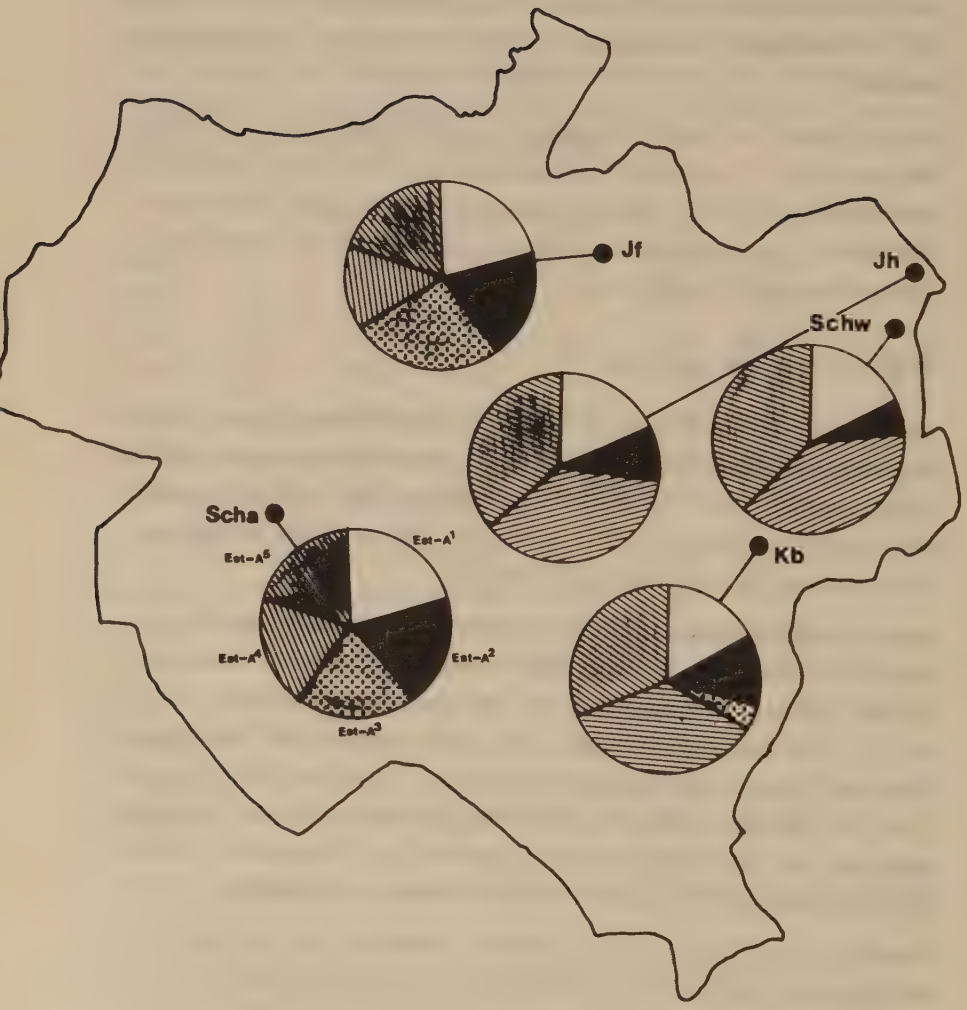


Abb.16: Verteilung der Allelfrequenzen am Est-A-Locus von fünf Saarbrücker Populationen von C. nemoralis

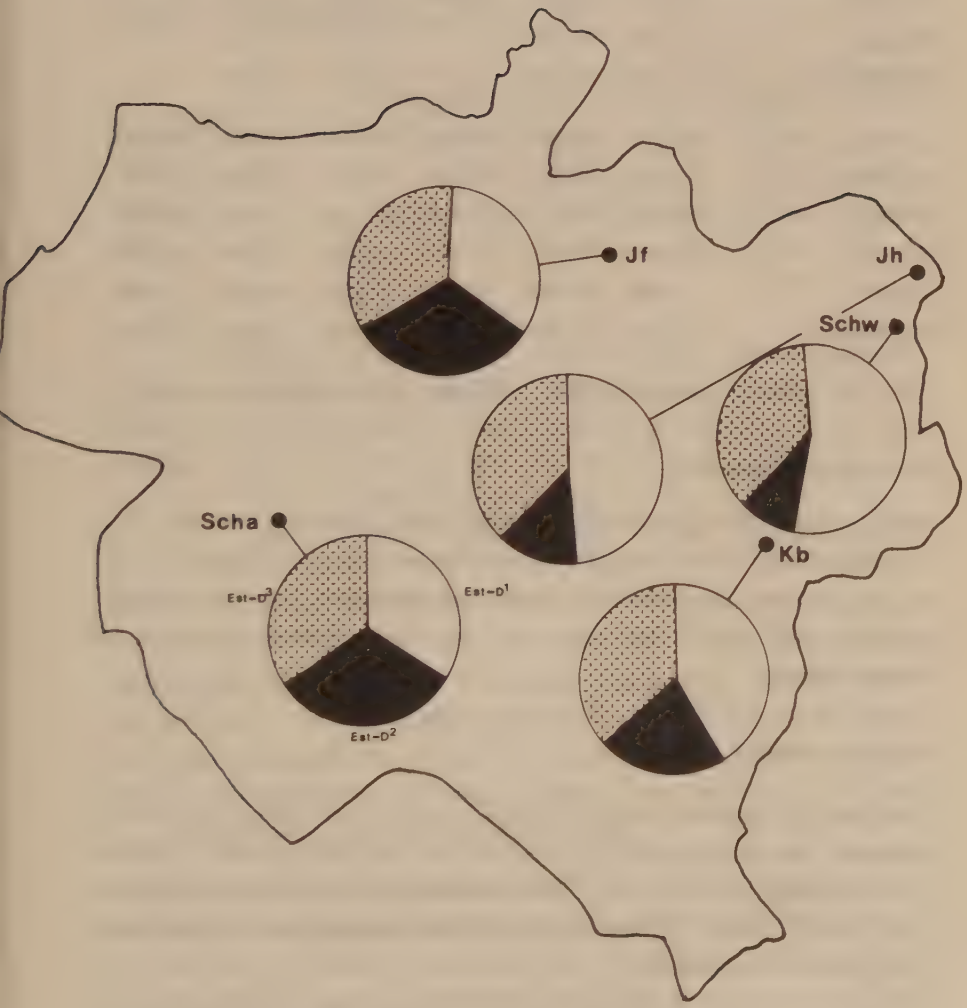


Abb. 17: Verteilung der Allelfrequenzen am Est-D-Locus von fünf Saarbrücker Populationen von C. nemoralis

	Est-A^1	Est-A^2	Est-A^3	Est-A^4	Est-A^5
SB-Scha	0,206	0,191	0,206	0,191	0,206
SB-Kb	0,160	0,120	0,040	0,360	0,320
SB-Jf	0,204	0,184	0,265	0,143	0,204
SB-Jh	0,184	0,082	-	0,367	0,367
SB-Schw	0,166	0,056	-	0,389	0,389

	Est-D^1	Est-D^2	Est-D^3	Est-E^1	Est-E^2	Est-E^3
SB-Scha	0,344	0,312	0,344	0,357	0,286	0,357
SB-Kb	0,421	0,211	0,368	0,454	0,092	0,454
SB-Jf	0,342	0,316	0,342	0,368	0,264	0,368
SB-Jh	0,483	0,138	0,379	0,308	0,384	0,308
SB-Schw	0,545	0,091	0,364	0,300	0,400	0,300

Tab.12: Allelfrequenzen an drei Est-Loci von Carabus nemoralis

bis 0,379 (s. Abb.17).

Est-E-Locus: Die Frequenzen der drei Allele verhalten sich bei den Nachbar-Populationen vom Schwarzenberg und vom Jägerheim wie 3 : 4 : 3. Zum Stadtinnern zu findet ein Abfall der Est-E^2-Allelfrequenzen statt, die im Extremfall bei der Kaninchenberg-Population auf 0,092 sinken.

3.2.2.4. Nebria brevicollis

Maximal 15 Esterase-Isoenzymbanden konnten vier Loci zugeordnet werden. Der Est-A-Locus tritt dimorph auf und hat in allen Populationen Frequenzen von q = 0,5. Die Frequenzen der anderen drei Loci, die von 6, 2 bzw. 5 codominanten Allelen determiniert werden, sind aus Tab.13 zu ersehen.

Est-B-Locus: In allen Populationen ist ein mehr oder weniger deutliches Dominieren der Est-B^2- und Est-B^3-Allele zu erkennen. Bei

den Saarburger und Kaiserslauterner Populationen treten die anderen Allele mit Ausnahme von Est-B^5 völlig zurück, wohingegen bei den Saarbrücker Populationen auch die seltenen Allele Est-B^1, B^4 und B^5 in geringer Häufigkeit vorhanden sind, diese Populationen daher stärker im Gleichgewicht sind.

	Est-B^1	Est-B^2	Est-B^3	Est-B^4	Est-B^5	Est-B^6
SB-Kb	0,121	0,242	0,242	0,121	0,182	0,091
SB-Jh	0,111	0,296	0,296	0,111	0,074	0,111
SB-Schw	0,103	0,276	0,276	0,138	0,172	0,035
SAB	-	0,438	0,438	-	0,125	-
KL	-	0,444	0,444	-	0,112	-

	Est-C^1	Est-C^2	Est-D^1	Est-D^2	Est-D^3	Est-D^4	Est-D^5
SB-Kb	0,533	0,467	0,269	0,269	0,154	0,154	0,154
SB-Jh	0,571	0,429	0,250	0,250	0,167	0,167	0,167
SB-Schw	0,667	0,333	0,286	0,286	0,143	0,143	0,143
SAB	0,778	0,222	0,500	0,500	-	-	-
KL	0,800	0,200	0,364	0,364	0,091	0,091	0,091

Tab. 13: Allelfrequenzen an drei Est-Loci von Nebria brevicollis

Est-C-Locus: Das Verhältnis der beiden Est-C-Allele ändert sich von beinahe 1 : 1 bei der Kaninchenberg-Population bis zu 8 : 2 bei der Kaiserslauterner Population. Die relativ am wenigsten belastete Saarbrücker Population vom Schwarzenberg steht mit 6,7 : 3,3 schon den rheinland-pfälzischen Populationen näher.

Est-D-Locus: Die beiden häufigen Est-D^1 und Est-D^2-Allele treten in jeweils einer Population mit identischer Frequenz auf; das gleiche gilt auch für die weniger häufigen Allele Est-D^3, Est-D^4 und Est-D^5. Nur in den Saarburger Populationen sind deren Frequenzen auf 0 gesunken und stattdessen die beiden Allele Est-D^1 und Est-D^2 auf je

q = 0,5 gestiegen. Die Population mit dem größten Gleichgewichts-Zustand hinsichtlich der Allelfrequenzen ist die Population aus SB-Jh mit q = 0,25 für die eine Gruppe und q = 0,167 für die andere Gruppe von Allelen.

3.2.2.5. Molops piceus

Bis zu 15 Esterase-aktive Banden wurden identifiziert, die fünf Genloci zugeordnet wurden, von denen zwei (Est-A und Est-C) dimorph mit gleicher Frequenzverteilung bei allen Populationen auftraten. Die geographische Variation der anderen drei Loci ist aus Tab.14 zu entnehmen.

Est-B-Locus: Mit Ausnahme der Population aus SB-Jf weisen alle Populationen sehr ausbalancierte Allelsysteme auf (die Frequenzen bewegen sich zwischen 0,1 und 0,23). Bei der Jägersfreude-Population sind die Allele Est-B^3 und Est-B^6 mit Werten von q = 0,35 bzw. q = 0,4 stärker vertreten.

	Est-B^1	Est-B^2	Est-B^3	Est-B^4	Est-B^5	Est-B^6
SB-Scha	0,188	0,188	0,188	0,145	0,145	0,145
SB-Jf	0,400	0,150	-	-	0,100	0,350
SB-Schw	0,232	0,174	0,130	0,116	0,159	0,189
BOU	0,239	0,184	0,184	0,132	0,132	0,132
WÜ	0,218	0,182	0,167	0,108	0,163	0,163
HEL	0,219	0,205	0,151	0,097	0,164	0,164

	Est-D^1	Est-D^2	Est-D^3	Est-E^1	Est-E^2
SB-Scha	0,303	0,394	0,303	0,188	0,812
SB-Jf	0,300	0,400	0,300	0,454	0,546
SB-Schw	0,316	0,368	0,316	0,286	0,714
BOU	0,370	0,296	0,334	0,222	0,778
WÜ	0,313	0,374	0,313	0,143	0,857
HEL	0,314	0,372	0,314	0,273	0,727

Tab.14: Allelfrequenzen an drei Est-Loci von Molops piceus

Est-D-Locus: Auch an diesem Genlocus herrschen Gleichgewichte vor: die Allelfrequenz-Verhältnisse betragen etwa 3 : 4 : 3. An dieses Schema halten sich alle drei Saarbrücker Populationen, wie auch die mainfränkischen. Nur die burgundische Population weicht leicht ab; bei ihr ist das Verhältnis der drei Allele wie 37 : 30 : 33.

Est-E-Locus: Alle Populationen - ausgenommen die aus SB-Jf - haben Frequenz-Verhältnisse der Est-E^1-/Est-E^2-Allele von etwa 2 : 8. Die Population aus der Jägersfreude hat im Gegensatz hierzu das Verhältnis auf fast 1 : 1 verändert, d.h. die Frequenz des Est-E^2-Allels hat sich zugunsten der Frequenz des Est-E^1-Allels verschoben.

3.2.2.6. Abax parallelepipedus

Abax parallelepipedus erreicht die höchste Esterase-Aktivität aller untersuchten Carabiden, und zwar maximal 19 distinkte Isoenzymbanden. Es konnten fünf hochpolymorphe Loci identifiziert werden, die einer überaus starken geographischen Variation unterliegen (s. Tab. 15).

Est-A.Locus: Das häufigste Allel in fast allen 16 Populationen ist das Est-A^2-Allel; in drei Populationen erreicht es sogar eine Frequenz von 1,0. Bei einigen Saarbrücker Populationen sinkt die Frequenz knapp unter 0,4. Ausnahmen stellen hier die beiden nordfranzösischen Populationen dar; bei ihnen sinkt die Frequenz des Est-A^2-Allels auf q = 0,192 bzw. 0,176. Synchron mit dem Steigen und Sinken der Allelfrequenzen von Est-A^2 geht eine Zu- und Abnahme der beiden anderen Allele.

Est-B-Locus: Häufigstes Allel ist hier meist das Est-B^3-Allel, dessen Frequenz in den Populationen von Wingen-sur-Moder, Brücklein und Grub bis q = 1,0 ansteigt. Fünf der sechs Saarbrücker Populationen zeigen sich äußerst ausbalanciert, ohne ein ersichtliches Dominieren eines der fünf Allele. Es lassen sich keine klinalen Veränderungen von West nach Ost erkennen.

	Est-A^1	Est-A^2	Est-A^3	Est-B^1	Est-B^2	Est-B^3	Est-B^4	Est-B^5	Est-D^1	Est-D^2	Est-D^3	Est-D^4
Sb-St.J	0,500	0,500	-	0,250	0,250	0,250	-	0,250	0,167	0,333	0,333	0,167
SB-Scha	0,382	0,529	0,089	0,175	0,254	0,286	0,190	0,095	0,122	0,439	0,390	0,049
SB-Kb	0,413	0,391	0,196	0,263	0,212	0,200	0,225	0,100	0,233	0,183	0,367	0,217
SB-Jf	0,241	0,389	0,370	0,220	0,136	0,271	0,220	0,153	0,236	0,309	0,218	0,236
SB-Jh	0,382	0,397	0,221	0,143	0,275	0,275	0,187	0,126	0,161	0,357	0,321	0,161
SB-Schw	0,265	0,470	0,265	0,405	-	0,405	0,189	-	0,277	0,231	0,215	0,277
BOU	0,385	0,192	0,423	0,263	0,158	0,579	-	-	0,278	0,111	0,500	0,111
WSM	0,412	0,176	0,412	-	-	1,000	-	-	0,231	0,231	0,538	-
SAB	-	1,000	-	0,185	0,259	0,296	0,185	0,074	-	0,111	0,889	-
HOM	0,250	0,750	-	-	0,250	0,750	-	-	0,200	0,200	0,200	0,200
KL	0,250	0,750	-	0,344	0,031	0,375	0,219	0,031	0,267	0,300	0,400	0,033
N'GEM	-	1,000	-	0,143	0,286	0,286	-	0,286	0,200	0,400	0,200	0,200
WÜ	0,160	0,840	-	0,043	0,043	0,870	0,043	-	0,042	0,083	0,875	-
HEL	0,077	0,461	0,461	0,143	-	0,857	-	-	-	-	1,000	-
BRKL	-	1,000	-	-	-	1,000	-	-	-	0,200	0,800	-
GRUB	0,059	0,882	0,059	-	-	1,000	-	-	-	-	1,000	-

Tab.15: Allelfrequenzen an drei Est-Loci von Abax parallelepipedus

	Est-C^1	Est-C^2	Est-C^3	Est-C^4	Est-C^5	Est-E^1	Est-E^2
SB-St.J	0,333	-	0,333	0,222	0,111	0,333	0,667
SB-Scha	0,367	0,061	0,163	0,184	0,225	0,500	0,500
SB-Kb	0,232	0,172	0,182	0,232	0,182	0,512	0,488
SB-Jf	0,154	0,169	0,292	0,185	0,200	0,333	0,667
SB-Jh	0,266	-	0,172	0,172	0,390	-	-
SB-Schw	0,477	-	0,261	-	0,261	-	-
BOU	0,833	-	0,083	0,083	-	-	-
WSM	1,000	-	-	-	-	-	-
SAB	0,889	-	0,111	-	-	-	-
HOM	0,428	0,286	-	-	0,286	0,500	0,500
KL	0,800	0,066	0,066	-	0,066	0,400	0,600
N'GEM	0,500	0,125	0,250	-	0,125	-	1,000
WÜ	0,778	0,111	0,037	0,074	-	-	1,000
HEL	0,545	-	0,121	0,212	0,121	-	1,000
BRKL	0,800	0,200	-	-	-	-	1,000
GRUB	0,842	0,053	-	0,105	-	0,211	0,789

Tab.15 Fortsetzung: Allelfrequenzen an zwei Est-Loci von Abax parallelepipedus

Est-C-Locus: Mit Ausnahme der Saarländischen Populationen dominiert das Est-C^1-Allel, mit einem Häufigkeitsmaximum von q = 1,0 in Wingen-sur-Moder und q = 0,842 in Grub. Die anderen Allele treten entweder ganz zurück oder nur in ganz geringen Häufigkeiten auf.

Est-D-Locus: Die geographische Variabilität der Allelfrequenzen lassen keine Tendenz erkennen, mit Ausnahme der Saarbrücker Populationen, die sämtliche geringe Frequenzen an allen vier Allelen zeigen, die sich im Gleichgewicht halten (s. Abb.18). Bei den übrigen Populationen ist mit Ausnahme der Population aus Neckargemünd und aus Kaiserslautern ein Ansteigen des Est-D^3-Allel-Frequenz bis zu einer Frequenz q = 1,0 zu erkennen. Das Est-D^4-Allel erscheint in

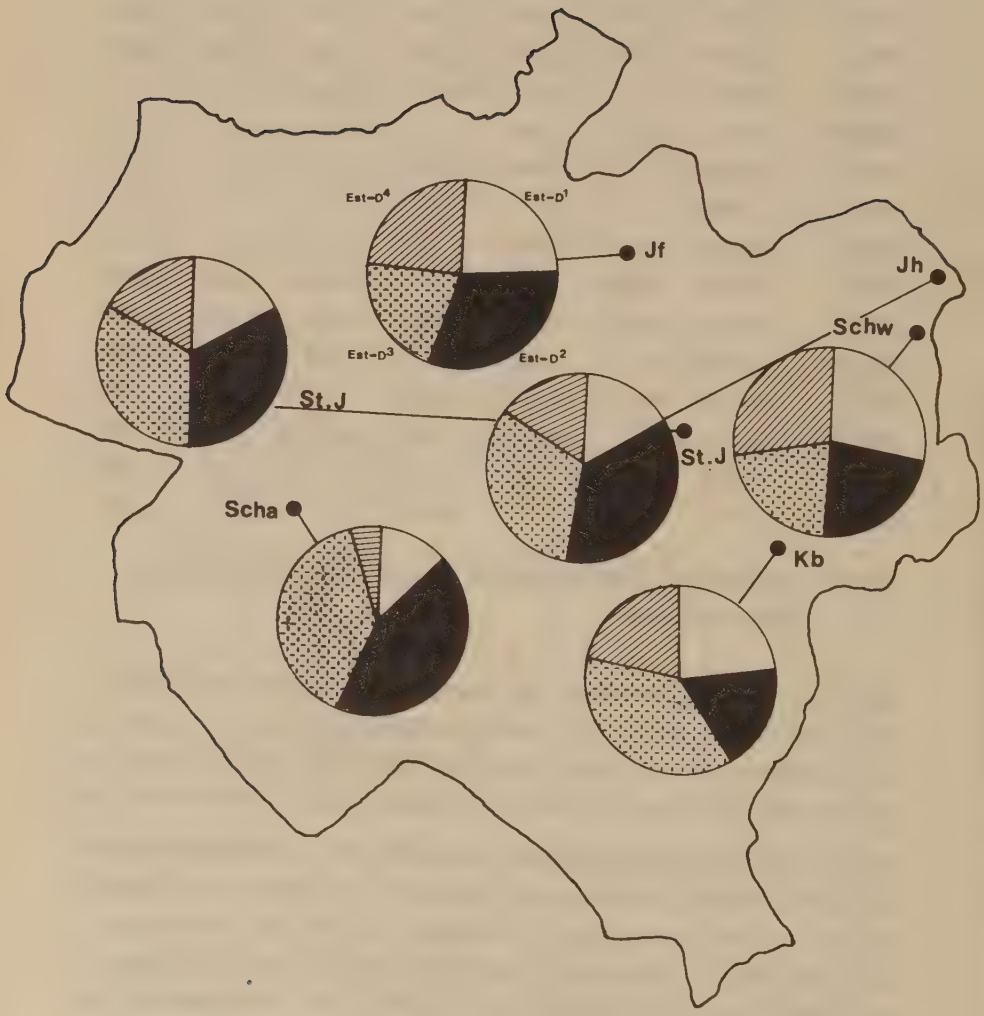


Abb. 18: Verteilung der Allelfrequenzen am Est-D-Locus von sechs Saarbrücker Populationen von A. parallelepipedus

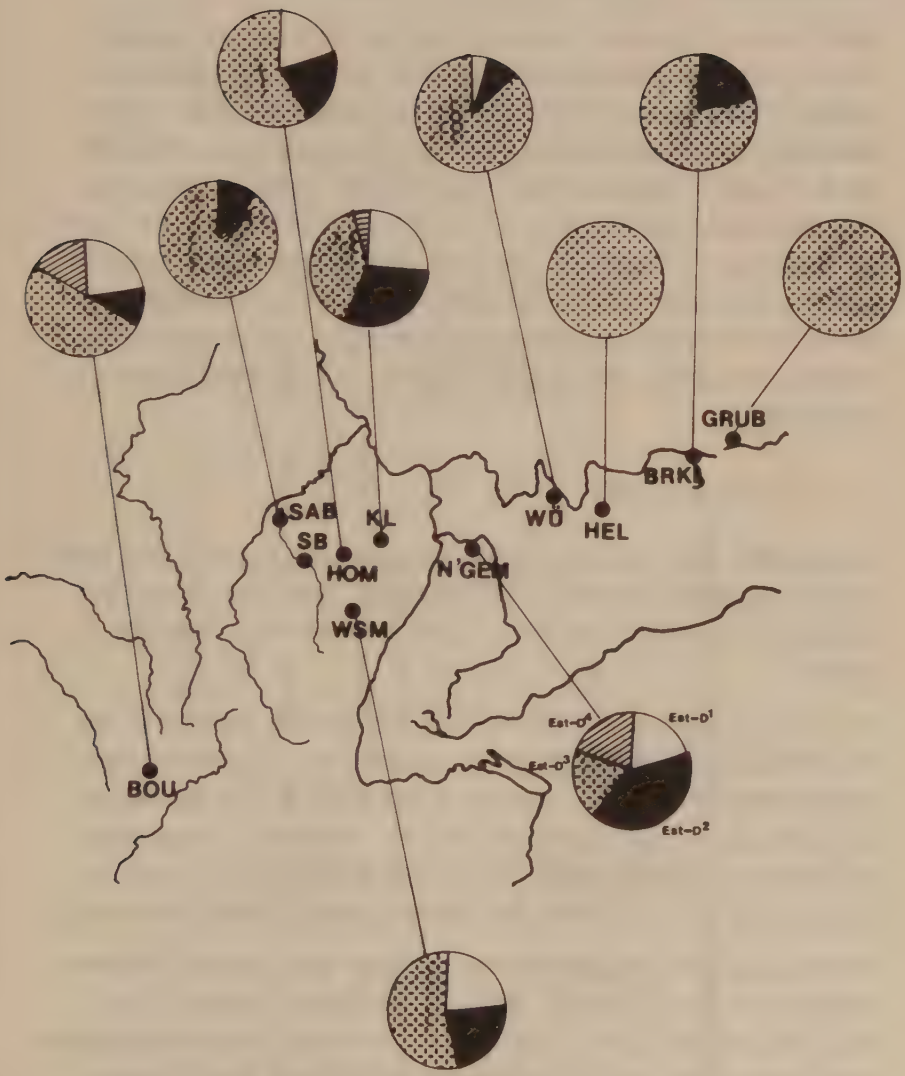


Abb. 19: Verteilung der Allelfrequenzen am Est-D-Locus von A. parallelepipedus (für die Populationen aus SB s. Abb. 18)

vielen Populationen überhaupt nicht. Die geographische Variation der Allelhäufigkeiten ist in Abb.19 veranschaulicht.

Est-E-Locus: Bei diesem Locus scheint ein "Null-Allel" beteiligt zu sein, da entweder keine Bande, eine oder zwei Banden alternativ erscheinen. Die Frequenz wurde jedoch ohne Berücksichtigung dieses vermuteten Nullallels berechnet. Bei den Populationen aus Saarbrükken-St.Johann, -Kaninchenberg, -Jägersfreude, -Schanzenberg, Homburg, Kaiserslautern und Grub erscheinen zwei Isoenzyme, die meist im Verhältnis 1 : 1 auftreten. Bei der Gruber Population ist allerdings ein Anwachsen des Est-E^2-Allels auf 0,789 festzustellen. Die anderen ostrheinischen Populationen haben sogar eine Frequenz von 1,0 für dieses Allel. Die übrigen Populationen zeigen keinerlei Est-E-Aktivität.

3.2.2.7. Abax parallelus

A. parallelus weist maximal 18 Isoenzymbanden auf, die in fünf autosomale Loci zusammengefaßt werden konnten. Alle Loci zeigen geographische Variabilität hinsichtlich ihrer Allelfrequenz-Verteilung (s. Tab.16).

Est-A-Locus: Acht der 11 untersuchten Populationen haben etwa gleiche Häufigkeitsverteilungen: Est-A^1: Est-A^2 = 1 : 9; Abweichungen davon zeigen nur die Populationen aus Brücklein (0 : 1) und Wingen-sur-Moder (2,5 : 7,5). Lediglich die drei "belasteten" Populationen (Schanzenberg, Kaninchenberg und Jägersfreude) haben Frequenzverhältnisse von 1 : 1, sie sind also stärker polymorph bzw. heterozygot.

Est-B-Locus: Die außersaarländischen Populationen zeigen eine Überdominanz des Est-B^1-Allels, das dort Frequenzen zwischen 0,584 und 0,882 erreicht. Demzufolge sind alle anderen Frequenzen entsprechend niedrig. Die fünf saarländischen Populationen zeigen nirgends Frequenzen über 0,36. Sie sind daher auch am Est-B-Locus polymor-

	Est-A^1	Est-A^2	Est-B^1	Est-B^2	Est-B^3	Est-B^4	Est-B^5	Est-C^1	Est-C^2	Est-C^3	Est-C^4	Est-C^5
SB-Scha	0,421	0,579	0,367	0,211	0,156	0,133	0,133	0,167	0,176	0,176	0,186	0,294
SB-Kb	0,500	0,500	0,250	0,250	0,056	0,222	0,222	0,250	0,250	0,250	-	0,250
SB-Jf	0,500	0,500	0,250	0,250	-	0,250	0,250	0,160	0,280	0,280	0,120	0,160
SB-Jh	0,160	0,840	0,200	0,200	0,200	0,200	0,200	-	0,333	0,333	0,333	-
SB-Schw	0,182	0,818	0,333	0,222	0,222	0,111	0,111	0,118	0,176	0,176	0,059	0,471
BOU	0,125	0,875	0,584	0,083	0,083	0,083	0,167	0,222	0,056	0,111	0,222	0,389
WSM	0,250	0,750	0,600	0,200	0,200	-	-	0,143	0,143	0,143	0,143	0,428
KL	0,091	0,909	0,625	0,125	0,125	0,062	0,062	0,158	0,105	0,105	0,105	0,526
WÜ	0,133	0,867	0,684	0,105	0,105	0,053	0,053	0,118	-	-	0,118	0,764
HEL	0,118	0,882	0,882	0,059	0,059	-	-	0,105	-	-	0,105	0,790
BRKL	-	1,000	0,667	0,167	0,167	-	-	-	-	-	-	1,000

Tab.16: Allelfrequenzen an drei Est-Loci von Abax parallelus

	Est-D^1	Est-D^2	Est-D^3	Est-D^4	Est-E^1	Est-E^2
SB-Scha	0,262	0,280	0,308	0,150	0,459	0,541
SB-Kb	0,250	0,250	0,250	0,250	0,471	0,529
SB-Jf	0,250	0,250	0,250	0,250	0,500	0,500
SB-Jh	0,250	0,250	0,250	0,250	0,500	0,500
SB-Schw	0,250	0,250	0,250	0,250	0,400	0,600
BOU	0,318	0,318	0,318	0,046	0,300	0,700
WSM	0,333	0,333	0,333	-	0,250	0,750
KL	0,323	0,323	0,323	0,032	0,167	0,833
WÜ	0,325	0,325	0,325	0,025	0,188	0,812
HEL	0,323	0,323	0,323	0,032	0,189	0,811
BRKL	0,323	0,323	0,323	0,032	-	1,000

Tab.16 Fortsetzung: Allelfrequenzen an zwei Est-Loci von A. parallelus

pher und heterozygoter.

Est-C-Locus: Ein ähnliches Bild ergibt sich für den Est-C-Locus. Hier ist an den naturnahen Populationen eine Dominanz des Est-C^5-Allels festzustellen. Dieses Allel zeigt außerdem einen klinalen Trend, nämlich ein stetiges Ansteigen von West nach Ost (s. Abb.20), die Populationen ausgenommen. Diese zeigen im Durchschnitt viel niedrigere Werte für das Est-C^5-Allel (die Jägerheim-Population zeigt sogar überhaupt keine Est-C^5-Aktivität).

Est-D-Locus: Die Saarbrücker Populationen weisen zum Teil völlig im Gleichgewicht zueinander stehende Allele auf. Alle nichtsaarländischen Populationen haben gleich starke Allelfrequenzen der Allele Est-D^1, Est-D^2 und Est-D^3, aber nur ganz geringe Frequenzen für das Est-D^4-Allel.

Est-E-Locus: Die Saarbrücker Populationen zeigen Frequenz-Verhältnisse von Est-E^1 : Est-E^2 = 1 : 1. Eine leichte Abweichung zeigt die Schwarzenberg-Population. Dies deutet bereits den Wechsel der Häu-

figkeiten zugunsten des Est-E^2-Allels an. Der Zuwachs zeigt von Westen nach Osten einen mehr oder weniger auffallenden klinalen Trend.

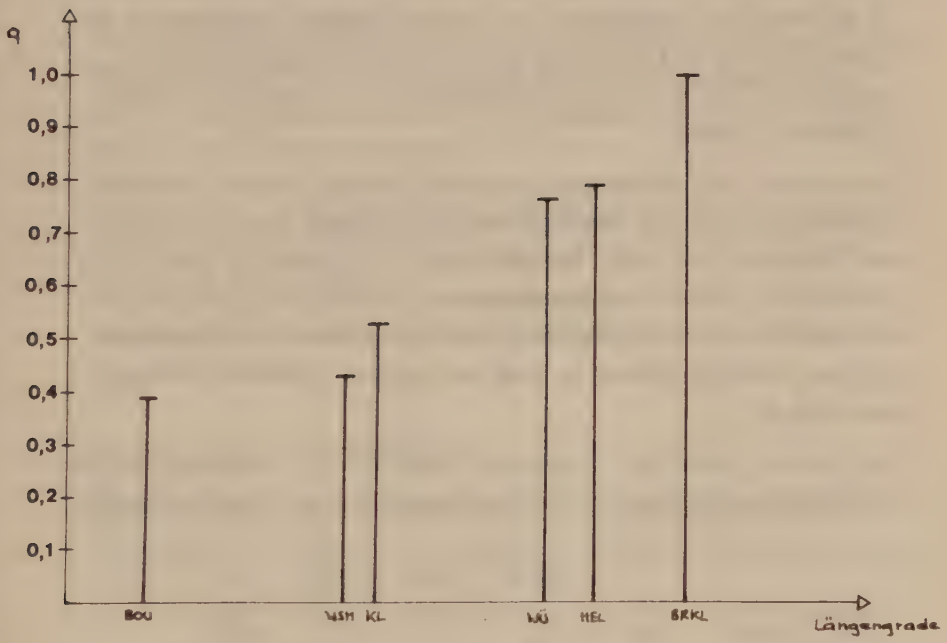


Abb. 20: Klinale Variation des Est-C^5-Allels von Abax parallelus

3.2.3. GEOGRAPHISCHE VARIATION DER HETEROZYGOTIE

3.2.3.1. Carabus violaceus

Die geographische Variation der Heterozygotie von C. violaceus läßt sich anhand von Tabelle 17 ableiten. Hohe Werte von H entsprechen hohen Heterozygotie-Graden. Am Est-E-Locus sowie am Ahp-E-Locus ist bei allen vier untersuchten Populationen höchste Heterozygotie erreicht. Der Ahp-A-Locus zeigt sich bei allen Populationen monomorph, d.h. mit H = 0. An den übrigen Loci lassen sich folgende Tendenzen ablesen:

Est-A-Locus: Der Heterozygotie-Grad an diesem Genlocus schwankt zwischen 2,33 bei der Kaiserslauterner Population und 104,96 bei der Population aus SB-Jf. Die Saarburger Population hat einen leicht höheren Wert als die von Kaiserslautern; die Population aus SB-Jh hat den Wert von 13,52; sie liegt damit dazwischen. Die Population mit dem höchsten H-Wert ist auch der größten "Belastung" ausgesetzt (SB-Jf).

Est-B-Locus: Dies gilt - wenn auch abgeschwächt - ebenfalls für diesen Genlocus. Die Saarbrücker Populationen weisen bedeutend höhere

	SB-Jf	SB-Jh	SAB	KL
Est-A	104,96	13,52	3,18	2,33
Est-B	48,50	36,59	7,96	12,51
Est-D	35,23	63,11	29,72	4,61
Ahp-A	0,00	0,00	0,00	0,00
Ahp-B	unendl.	12,70	12,17	12,39
Ahp-C	18,28	16,22	15,00	10,59
Ahp-D	319,00	28,49	45,89	29,09

Tab.17: Geographische Variation der Heterozygotie bei Carabus violaceus

H-Werte auf als die rheinland-pfälzischen, wobei der höchste Heterozygotie-Grad mit 48,5 von der Jägersfreude-Population erreicht wird.

Est-D-Locus: Für diesen Locus zeichnet sich keine Tendenz ab. Allerdings weisen auch hier die Saarbrücker Populationen die höchsten Werte auf.

Ahp-B-Locus: Der H-Wert der Population aus SB-Jh liegt nur wenig höher als die H-Werte der rheinland-pfälzischen Populationen bei 12,70, wohingegen die Jägersfreude-Population den höchsten erreichbaren Heterozygotie-Grad aufweist.

Ahp-C-Locus: Es ist die gleiche Tendenz wie an den Est-A- und Est-B-Loci abzulesen: eine Zunahme von H von den naturnahen zu den städtischen Populationen.

Ahp-D-Locus: Auch hier erreicht die Population aus SB-Jf den höchsten Wert (319,00).

3.2.3.2. Carabus problematicus

Tabelle 18 zeigt die geographische Variation der Heterozygotie bei C. problematicus. Drei der untersuchten neun Loci zeigen durch alle

	SB-Scha	SB-Kb	SB-Jf	SB-Jh	SB-Schw	N'GEM	GRUB
Est-A	30,37	30,01	26,40	28,52	31,26	113,29	249,00
Est-B	27,25	21,73	31,26	26,17	22,15	24,00	35,23
Est-D	135,06	16,59	50,68	100,02	195,09	443,47	2221,33
Ahp-A	30,01	1,75	36,74	2,42	2,42	0,00	4,98
Ahp-C	155,25	5,60	1,31	173,42	31,47	3749,00	1070,43
Ahp-D	18,09	9,19	5,49	9,81	18,56	28,83	25,93

Tab.18: Geographische Variation der Heterozygotie bei Carabus problematicus

Populationen hinweg höchste Heterozygotie-Grade, sie variieren daher nicht geographisch. Die Variation der verbleibenden sechs Loci soll im folgenden erläutert werden. Ganz im Gegensatz zu der nahe verwandten Art C. violaceus, bei der vermutlich eine Adaptation an belastete Biotope durch Überlegenheit der Heterozygoten erreicht wird, verhält sich C. problematicus eher umgekehrt: Die höchsten H-Werte werden innerhalb naturnaher Populationen erreicht (Neckargemünd, Grub), während die Stadtpopulationen von Saarbrücken fast durchweg ausgeglichene, niedere Werte haben. Das trifft ganz besonders für die Variation am Est-A-, am Est-D-, am Ahp-C- und am Ahp-D-Locus zu. Am Est-B-Locus herrschen sehr einheitliche H-Werte von 21,73 - 35,23 vor. Nur am Ahp-A-Locus werden die Höchstwerte von Saarbrücker Populationen erreicht, während die übrigen Populationen sehr niedrige Werte zeigen, die bei der Population von Neckargemünd sogar auf 0 sinken.

3.2.3.3. Carabus nemoralis

Aus Tabelle 19 leitet sich die Variation der Heterozygotie von C. nemoralis innerhalb fünf getesteter Saarbrücker Populationen ab. Vier der neun untersuchten Loci zeigen sich mit maximalen H-Werten. Die übrigen fünf Loci erweisen sich bei den jeweils näher zur City gelegenen Populationen als heterozygoter. Die Aufstellung auf Ta-

	SB-Scha	SB-Kb	SB-Jf	SB-Jh	SB-Schw
Est-A	2665,67	9,87	101,56	6,27	5,00
Est-D	951,43	26,90	1332,40	9,63	5,38
Est-E	195,09	6,63	91,60	169,95	98,51
Ahp-C	44,20	8,41	4,08	7,78	4,38
Ahp-D	499,00	15,00	unendl.	15,00	15,00

Tab.19: Geographische Variation der Heterozygotie bei Carabus nemoralis

belle 20 soll dies verdeutlichen. Die Population vom Schanzenberg weist eindeutig die höchsten H-Werte auf. Bei den fünf Populationen steht sie dreimal an der Spitze und zweimal an zweiter Stelle. Ihr folgt die Population der Jägersfreude. Die Populationen vom Schwarzenberg und vom Jägerheim haben meist die niedrigsten Werte. Die Kaninchenberg-Population steht dazwischen.

LOCI	ABNAHME DER HETEROZYGOTIE ⟶				
Est-A	Scha	Jf	Kb	Jh	Schw
Est-D	Jf	Scha	Kb	Jh	Schw
Est-E	Scha	Jh	Schw	Jf	Kb
Ahp-C	Scha	Kb	Jh	Schw	Jf
Ahp-D	Jf	Scha	Kb = Jh = Schw		

Tab.20: Fünf Saarbrücker Populationen von Carabus nemoralis nach abnehmender Heterozygotie (von links nach rechts) geordnet

3.2.3.4. Nebria brevicollis

Die geographische Variation der Heterozygotie von Nebria brevicollis ist aus Tabelle 21 zu ersehen. Zwei der acht Loci erweisen sich mit maximaler Heterozygotie. Die Saarbrücker Populationen sind an den drei variablen Esterase-Loci und am Ahp-A-Locus bedeutend heterozygoter gegenüber den rheinland-pfälzischen Populationen aus

	SB-Kb	SB-Jh	SB-Schw	SAB	KL
Est-B	35,07	14,72	17,08	2,61	2,47
Est-C	226,27	48,50	7,96	2,23	1,78
Est-D	49,31	118,40	33,93	1,67	8,11
Ahp-A	227,57	9,01	7,92	7,42	1,67
Ahp-C	8,07	157,74	47,66	unendl.	
Ahp-E	4,97	40,41	475,21	unendl.	

Tab.21: Geographische Variation der Heterozygotie bei Nebria brevicollis

Saarburg und Kaiserslautern. Dabei erreicht die city-nächste Population (Kaninchenberg) auch die Maxima für H. Im Gegensatz hierzu zeigen an den Ahp-C- und Ahp-E-Loci gerade die Kaninchenberg-Population extreme Niedrigwerte, während dort die rheinland-pfälzischen Populationen Höchstwerte erreichen.

3.2.3.5. Molops piceus

Tabelle 22 zeigt die geographische Variation der Heterozygotie von M. piceus. Vier der zehn untersuchten Loci erweisen sich als gleichmäßig hoch heterozygot, einer der Loci (Ahp-B) tritt in allen Populationen monomorph auf. Die restlichen fünf Loci variieren wie folgt:

Est-B-Locus: Für diesen Genlocus läßt sich bezüglich der Heterozygotie-Grade keine Tendenz ablesen.

Est-D-Locus: Die drei nicht saarländischen Populationen und die naturnaheste Saarbrücker Population vom Schwarzenberg zeigen mehr oder weniger gleichmäßig hohe H-Werte um 300 an. Die Population vom Schanzenberg und von der Jägersfreude zeigen dagegen die niedrigsten Werte von 100 bzw. 120 an.

Est-E-Locus: Das Maximum wird hier bei der Population der Jägersfreude erreicht; die übrigen Werte sind durchwegs niedrig.

	SB-Scha	SB-Jf	SB-Schw	BOU	WÜ	HEL
Est-B	188,39	4,62	101,88	110,11	180,15	88,60
Est-D	120,20	100,00	369,33	245,89	276,75	302,00
Est-E	1,57	118,05	4,46	2,23	0,96	3,85
Ahp-C	128,31	unendl.	37,46	16,28	11,69	9,93
Ahp-D	101,88	4,00	39,65	6,66	13,67	14,04

Tab. 22: Geographische Variation der Heterozygotie bei Molops piceus

Ahp-C-Locus: Die Saarbrücker Populationen haben die höchsten H-Werte, darunter die Populationen der Jägersfreude und vom Schanzenberg die allerhöchsten.

Ahp-D-Locus: Das gleiche gilt etwa auch für diesen Genlocus, wenn auch die Jägersfreude-Population aus diesem Schema fällt.

3.2.3.6. Abax parallelepipedus

Tabelle 23 zeigt die geographische Variation der Heterozygotie von A. parallelepipedus. Das Ahp-System ist am Ahp-A- und am Ahp-B-Locus bei allen Populationen monomorph, am Ahp-C- und am Ahp-E-Locus erreicht es bei allen Populationen maximale Werte von H gleich unendlich. Die geographische Variabilität an den restlichen sechs Loci ist aus den Abbildungen 21 bis 25 abzulesen. Hier wurden die einzelnen Populationen nach steigender Heterozygotie angeordnet. Um die weit auseinander klaffenden Werte für H besser vergleichbar zu machen, wurden die Werte mit Hilfe des natürlichen Logarithmus gestaucht. Bei allen Abbildungen fällt markant ins Auge, daß die höchsten Werte jedesmal von Populationen aus dem Verdichtungsraum Saarbrücken erreicht werden, besonders von den drei city-nächsten Populationen vom Schanzenberg, der Jägersfreude und dem Kaninchenberg. Nur beim Est-E-Locus steht die Homburger Population an zweiter Stelle. Die ostrheinischen Populationen zeigen generell niedrigere H-Werte.

3.2.3.7. Abax parallelus

Tabelle 24 zeigt die geographische Variation der Heterozygotie von 11 Populationen von A. parallelus. Drei der untersuchten drei Loci weisen bei allen Populationen unendliche H-Werte auf. Die übrigen Loci zeigen folgende Variation:

Est-A- und Est-C-Locus: Die city-nahen Populationen (Saarbrücken-

	SB-St.J	SB-Scha	SB-Kb	SB-Jf	SB-Jh	SB-Schw	BOU	WSM	SAB	HOM	KL	N'GEM	WÜ	HEL	BRKL	GRUB
Est-A	3,00	5,64	22,31	50,28	33,91	22,81	20,72	16,92	0,00	1,29	1,29	0,00	0,68	5,69	0,00	0,48
Est-B	15,00	35,20	53,42	65,12	36,91	3,83	2,49	0,00	25,14	0,88	6,35	11,54	0,42	0,44	0,00	0,00
Est-C	8,41	15,16	227,57	66,80	8,76	3,83	0,57	0,00	0,33	4,45	0,75	4,57	0,88	3,62	0,67	0,53
Est-D	25,78	5,69	36,50	116,19	22,22	249,00	6,36	4,13	0,36	2,95	9,36	24,00	0,43	0,00	0,74	0,00
Est-E	7,93	unendl.	1665,66	7,96	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	unendl.	24,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,99
Ahp-D	197,40	4165,50	832,30	121,54	9,74	8,30	19,99	8,55	9,85	4,00	15,53	10,77	6,28	5,85	4,00	10,26
Est-A	-	39,00	unendl.	unendl.	1,16	1,47	0,79	3,00	-	-	0,49	-	0,86	0,71	0,00	-
Est-B	-	19,57	28,96	15,00	unendl.	21,16	3,22	2,33	-	-	2,45	-	1,70	0,37	1,68	-
Est-C	-	61,02	15,00	34,71	5,00	6,90	11,25	11,31	-	-	4,85	-	0,94	0,79	0,00	-
Est-D	-	51,08	unendl.	unendl.	unendl.	unendl.	12,51	8,00	-	-	11,10	-	10,11	11,1	8,00	-
Est-E	-	146,06	293,12	unendl.	unendl.	24,00	5,25	3,00	-	-	1,25	-	1,57	1,59	0,00	-
Ahp-B	-	162,39	74,07	7,83	15,80	8,64	24,02	11,00	-	-	15,73	-	15,67	6,97	3,96	-
Ahp-C	-	27,63	15,56	50,72	15,20	12,42	36,88	24,00	-	-	34,38	-	22,73	22,8	17,2	-

Tabelle 23/24: Geographische Variation der Heterozygotie bei Abax parallelepipedus (obere Hälfte) und Abax parallelus (untere Hälfte)

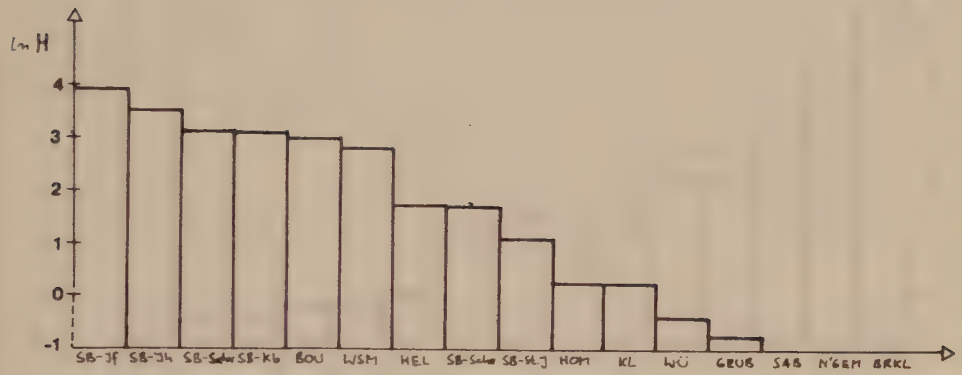


Abb. 20: Heterozygotie-Grade am Est-A-Locus von 16 Populationen von Abax parallelepipedus

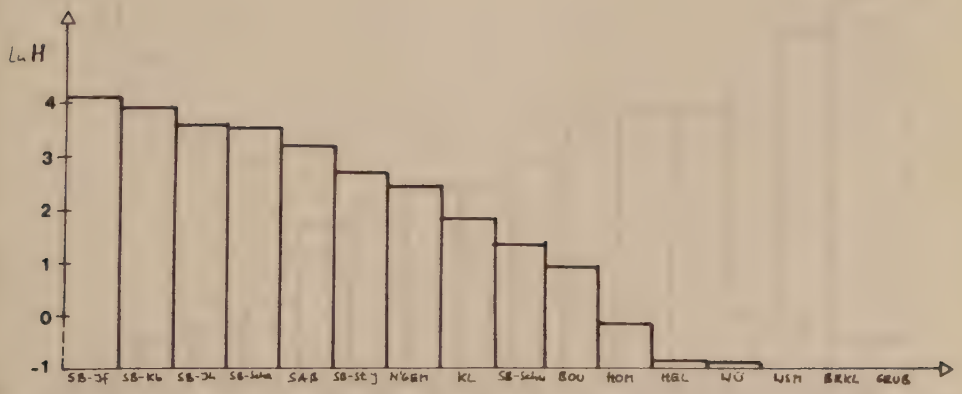


Abb. 21: Heterozygotie-Grade am Est-B-Locus von 16 Populationen von Abax parallelus

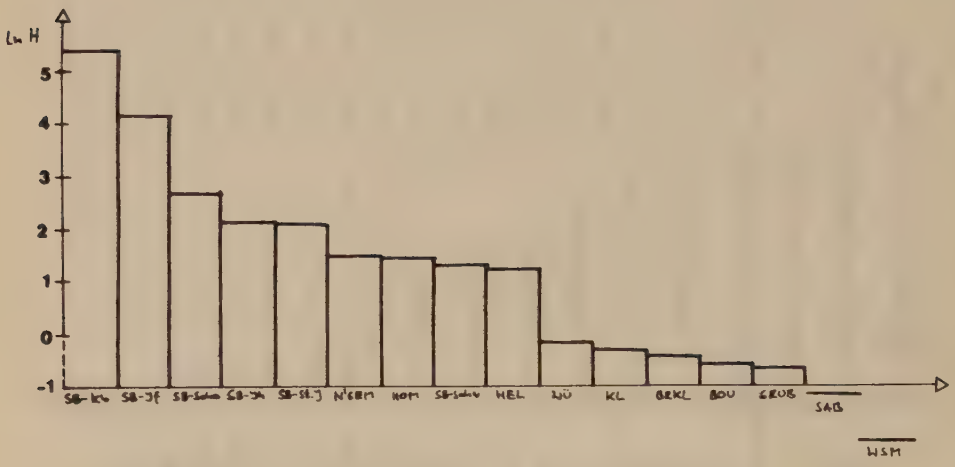


Abb. 22: Heterozygotie-Grade am Est-C-Locus von 16 Populationen von Abax parallelepipedus

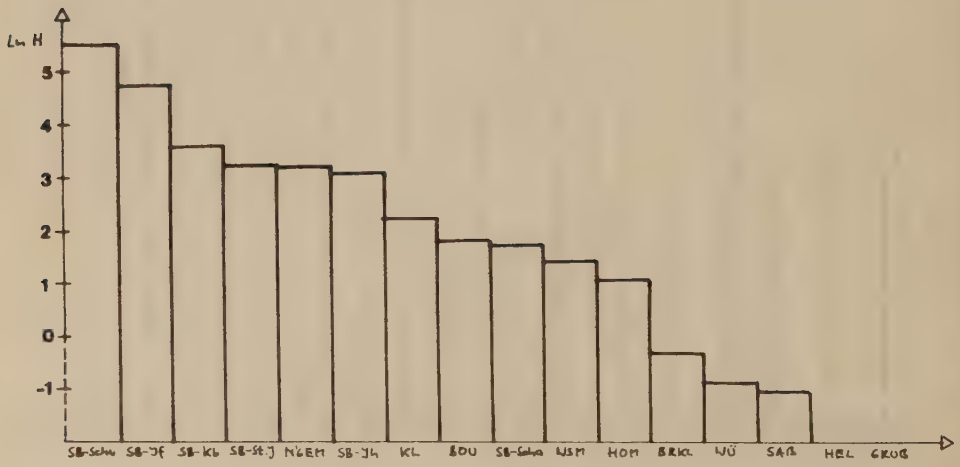


Abb. 23: Heterozygotie-Grade am Est-D-Locus von 16 Populationen von Abax parallelepipedus

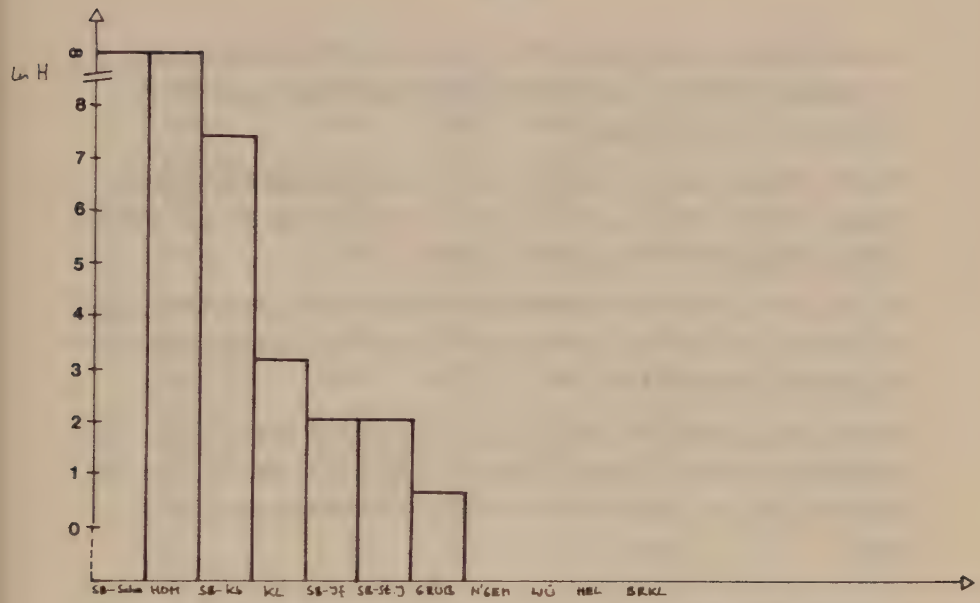


Abb. 24: Heterozygotie-Grade am Est-E-Locus von 11 Populationen von Abax parallelepipedus

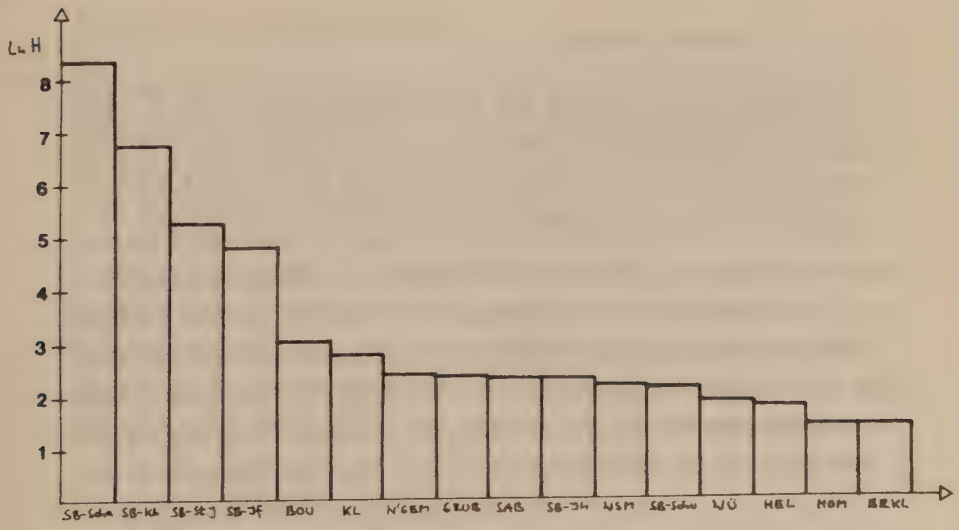


Abb. 25: Heterozygotie-Grade am Ahp-D-Locus von 16 Populationen von Abax parallelepipedus

Schanzenberg, -Kaninchenberg und -Jägersfreude) zeigen eindeutig die höchsten H-Werte. Bei allen übrigen Populationen sind die H-Werte äußerst niedrig (unter H = 3,00).

Est-B-, Est-D- und Est-E-Locus: Alle saarländischen Populationen weisen auf hohe Heterozygotie-Grade hin, während die übrigen Populationen niedrige H-Werte erkennen lassen.

Ahp-B-Locus: Markant herausragende H-Werte haben die Populationen aus SB-Scha und SB-Kb, alle übrigen H-Werte der anderen Populationen pendeln zwischen 4 und 24.

Ahp-C-Locus: An diesem Genlocus herrschen mehr oder weniger ausbalancierte mittlere H-Werte zwischen 12,42 und 34,38 vor. Nur die Population von der Jägersfreude erreicht einen Höchstwert von H = 50,72.

3.2.4. GEOGRAPHISCHE VARIATION DES ISOENZYM-POLYMORPHISMUS

3.2.4.1. Carabus violaceus

Die geographische Variation des Polymorphismus-Index von C. violaceus zeigt Tabelle 25. Am Est- wie auch Ahp-System weist die Population von SB-Jf die höchsten PI-Werte auf (1,971 und 2,556). Infolgedessen hat diese Population auch den höchsten Gesamt-PI.

Die Population aus Saarbrücken-Jägerheim ist weniger polymorph als die von Saarbrücken-Jägersfreude. Die niedrigsten Gesamt-PI-Werte weist die Population aus Kaiserslautern auf. Diese Ergebnisse stehen in Einklang mit den Werten für die Heterozygotie von C. violaceus. Von neun untersuchten Loci zeigten acht Polymorphismus, d.h. fast 90% der Loci ist polymorph.

	SB-Jf	SB-Jh	SAB	KL
Est-A	3,957	3,724	3,043	2,800
Est-B	0,980	0,975	0,888	0,926
Est-D	1,945	1,969	1,935	1,644
Est-E	1,000	1,000	1,000	1,000
PI_{Est}	1,971	1,917	1,717	1,593
Ahp-A	0,000	0,000	0,000	0,000
Ahp-B	4,000	3,708	3,696	3,701
Ahp-C	3,792	3,773	3,750	3,655
Ahp-D	3,987	3,859	3,909	3,867
Ahp-E	1,000	1,000	1,000	1,000
PI_{Ahp}	2,556	2,468	2,471	2,445
PI_{Ges}	2,296	2,223	2,136	2,066

Tab.25: Geographische Variation der Polymorphismus-Indices von Carabus violaceus

3.2.4.2. Carabus problematicus

Tabelle 26 zeigt die geographische Variation der Polymorphismus-Indices von C. problematicus. An den Est-Loci wurden die höchsten PI-Werte von den rechtsrheinischen Populationen erreicht, während sich die Saarbrücker Stadt-Populationen mit den niedrigsten Werten präsentieren. Bei den Ahp-Loci springt der besonders hohe PI-Wert von 3,508 der Schanzenberg-Population ins Auge, wohingegen die Population aus dem Odenwald die niedrigsten Werte erkennen läßt. Der Wert für die östlichste Population (GRUB) liegt jedoch wieder sehr hoch. Der Gesamt-PI liegt bei der Schanzenberg-Population etwas höher als bei der Population aus dem Fichtelgebirge bei 2,784 bzw. 2,818, während die Werte der verbleibenden fünf Populationen zwischen 2,413 (N'GEM) und 2,695 (SB-Schw) liegen.

	SB-Scha	SB-Kb	SB-Jf	SB-Jh	SB-Schw	N'GEM	GRUB
Est-A	3,873	3,871	3,859	3,864	3,876	3,965	3,984
Est-B	0,965	0,956	0,969	0,963	0,957	0,960	0,972
Est-D	1,986	1,886	1,962	1,980	1,990	1,995	1,999
Est-E	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
PI_{Est}	1,956	1,928	1,948	1,952	1,956	1,980	1,989
Ahp-A	3,871	2,543	3,899	2,832	2,832	0,000	3,332
Ahp-B	3,000	3,000	3,000	3,000	3,000	3,000	3,000
Ahp-C	2,981	2,545	1,703	2,983	2,907	2,999	2,997
Ahp-D	5,686	5,418	5,079	5,445	5,693	5,799	5,770
Ahp-E	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000
PI_{Ahp}	3,508	3,101	3,136	3,252	3,286	2,760	3,420
PI_{Ges}	2,818	2,580	2,608	2,674	2,695	2,413	2,784

Tab. 26: Geographische Variation der Polymorphismus-Indices von Carabus problematicus

C. problematicus stellt im interspezifischen Vergleich die Art mit den höchsten Polymorphismus-Indices dar. Bezüglich der einzelnen Populationen ist dieser hohe Polymorphismus jedoch relativ ausgeglichen, so daß er artspezifisch zu sein scheint und weniger mit einer Adaptationsfähigkeit an verschlechterte Raumqualitäten korrelierbar ist.

C. problematicus ist an 100% der untersuchten Loci polymorph.

3.2.4.3. Carabus nemoralis

Tabelle 27 und Abb. 26 zeigen eindeutig, daß an beiden Enzym-Systemen innerhalb der fünf untersuchten Saarbrücker Stadtpopulationen die Population vom Schanzenberg am polymorphsten ist, die Population vom Schwarzenberg dagegen am wenigsten polymorph. Dieses Er-

	Scha	Kb	Jf	Jh	Schw
Est-A	3,999	3,632	3,961	3,450	3,333
Est-B	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
Est-D	1,998	1,928	1,999	1,812	1,686
Est-E	1,990	1,738	1,978	1,988	1,980
PI_{Est}	2,247	2,075	2,235	2,063	2,000
Ahp-A	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
Ahp-B	3,000	3,000	3,000	3,000	3,000
Ahp-C	3,911	3,575	3,212	3,540	3,256
Ahp-D	3,992	3,750	4,000	3,750	3,750
Ahp-E	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000
PI_{Ahp}	2,781	2,665	2,642	2,658	2,601
PI_{Ges}	2,543	2,403	2,461	2,393	2,334

Tab.27: Geographische Variation der Polymorphismus-Indices von Carabus nemoralis

gebnis schlägt sich auch im Gesamt-PI-Wert nieder. Die drei übrigen Populationen liegen mit ihren Werten dazwischen, in der Reihenfolge: Jägersfreude, Kaninchenberg, Jägerheim. Das Ergebnis steht in Einklang mit dem der Resultate aus der Berechnung der Heterozygotie-Grade. C. nemoralis ist an 100% der untersuchten Loci polymorph.

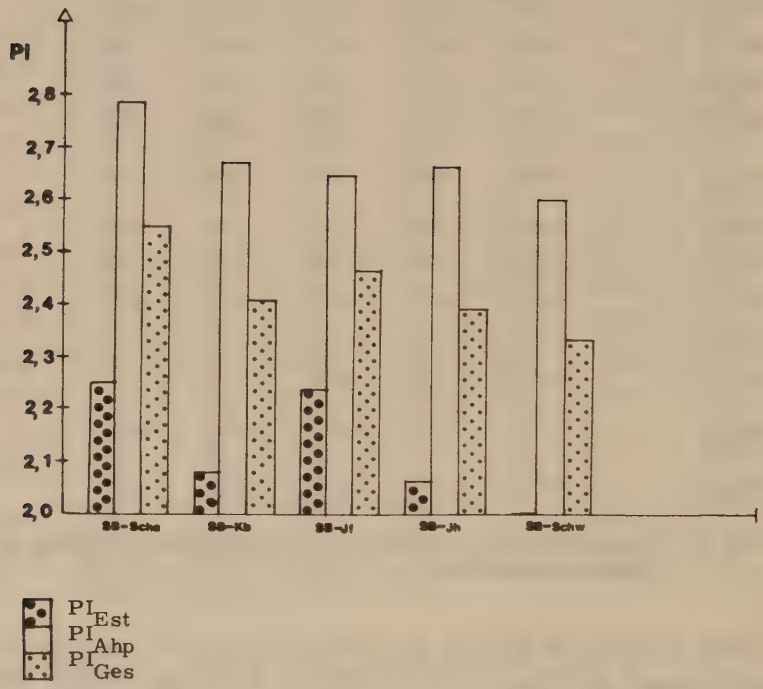


Abb. 26: Variation der Polymorphismus-Indices von Carabus nemoralis von fünf Saarbrücker Stadtpopulationen

3,2.4.4. Nebria brevicollis

N. brevicollis ist an allen acht untersuchten Loci polymorph. Die geographische Variation der Polymorphismus-Indices für drei Saarbrücker und zwei rheinland-pfälzische Populationen ist aus Tabelle 28 zu ersehen. Die rheinland-pfälzischen Populationen liegen mit ihren PI-Werten deutlich unter den Werten der saarländischen Stadtpopulationen, und zwar für den PI_{Est}, PI_{Ahp} und für den PI_{Ges}. Die Population vom city-nahen Kaninchenberg hat die höchsten Indices.

	SB-Kb	SB-Jh	SB-Schw	SAB	KL
Est-A	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
Est-B	4,867	4,688	4,723	3,610	3,559
Est-C	0,996	0,980	0,888	0,691	0,640
Est-D	3,921	3,962	3,880	2,500	3,556
PI_{Est}	2,696	2,658	2,623	1,950	2,189
Ahp-A	3,978	3,606	3,556	3,520	2,500
Ahp-C	1,780	1,984	1,959	2,000	2,000
Ahp-D	4,000	4,000	4,000	4,000	4,000
Ahp-E	1,665	1,958	1,996	2,000	2,000
PI_{Ahp}	2,856	2,887	2,878	2,880	2,625
PI_{Ges}	2,776	2,772	2,750	2,415	2,407

Tab. 28: Geographische Variation der Polymorphismus-Indices von Nebria brevicollis

3.2.4.5. Molops piceus

M. piceus weist weder am Esterase-Enzym-System noch am Ahp-System größere klinale Veränderungen auf (Tabelle 29). Maxima- und Minima-Werte für den Polymorphismus-Index liegen bei den Stadtpopulationen, was auf eine enorme Variabilität derselben hindeutet. Die Maxima werden von den Populationen vom Schanzenberg und vom Schwarzenberg erreicht. M. piceus ist an 90% aller untersuchten Loci polymorph.

	SB-Scha	SB-Jf	SB-Schw	BOU	WÜ	HEL
Est-A	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
Est-B	4,979	4,110	4,947	4,949	4,966	4,944
Est-C	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
Est-D	1,983	1,980	1,995	1,992	1,993	1,993
Est-E	0,611	0,992	0,817	0,691	0,490	0,794
PI_{Est}	1,915	1,816	1,952	1,926	1,890	1,946
Ahp-A	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
Ahp-B	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Ahp-C	2,977	3,000	2,922	2,826	2,764	2,725
Ahp-D	4,951	3,998	4,877	4,347	4,659	4,661
Ahp-E	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000
PI_{Ahp}	2,186	1,999	2,160	2,035	2,085	2,077
PI_{Ges}	2,050	1,908	2,056	1,981	1,987	2,012

Tab. 29: Geographische Variation der Polymorphismus-Indices von Molops piceus

3.2.4.6. Abax parallelepipedus

A. parallelepipedus ist an 80% der untersuchten Loci polymorph. Die Ergebnisse reflektieren den adaptiven Wert hochpolymorpher Loci: urbane Populationen, die auch in city-nahen Habitaten zu existieren vermögen, besitzen höhere Polymorphismus-Werte als Populationen naturnaher Habitate (s. hierzu Tabelle 30). Die Saarbrücker parallelepipedus-Populationen vom Kaninchenberg, von der Jägersfreude, vom Schanzenberg und von St. Johann besitzen die höchsten PI-Gesamt-Werte. Die weitere Reihenfolge der anderen Populationen ist aus Abb. 27 erkennbar. Besonders niederpolymorph sind die oberfränkischen Populationen aus Grub und Brücklein.

Innerhalb des Verdichtungsraums Saarbrücken zeigt sich die stadtfer-

	SB-St. J	SB-Scha	SB-Kb	SB-Jf	SB-Jh	SB-Schw	BOU	WSM	SAB	HOM	KL	N'GEM	WÜ	HEL	BRKL	GRUB
Est-A	1,500	1,699	1,914	1,961	1,943	1,916	1,908	1,889	0,000	1,125	1,125	0,000	0,806	1,704	0,000	0,645
Est-B	3,750	3,890	3,926	3,939	3,895	3,176	2,853	0,000	3,852	1,875	3,456	3,676	1,183	1,226	0,000	0,000
Est-C	3,578	3,753	3,983	3,941	3,590	3,176	1,457	0,000	0,987	3,266	1,725	3,281	1,878	3,139	1,600	1,386
Est-D	2,890	2,552	2,922	2,978	2,871	2,988	2,592	2,415	0,789	2,240	2,710	2,880	0,903	0,000	1,280	0,000
Est-E	0,888	1,000	0,999	0,888	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	1,000	0,960	0,000	0,000	0,000	0,000	0,666
PI_{Est}	2,521	2,579	2,749	2,741	2,460	2,251	1,762	0,861	1,126	1,901	1,995	1,967	0,954	1,214	0,576	0,539
Ahp-A	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Ahp-B	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Ahp-C	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000
Ahp-D	4,981	5,000	4,994	4,959	4,534	4,462	4,762	4,482	4,545	3,998	4,698	4,575	4,300	4,264	3,998	4,550
Ahp-E	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000
PI_{Ahp}	1,796	1,800	1,799	1,792	1,707	1,692	1,752	1,696	1,709	1,600	1,740	1,715	1,664	1,653	1,600	1,710
PI_{Ges}	2,159	2,189	2,274	2,267	2,083	1,972	1,757	1,279	1,417	1,750	1,867	1,841	1,309	1,433	1,088	1,125

Tab. 30: Geographische Variation der Polymorphismus-Indices von Abax parallelepipedus

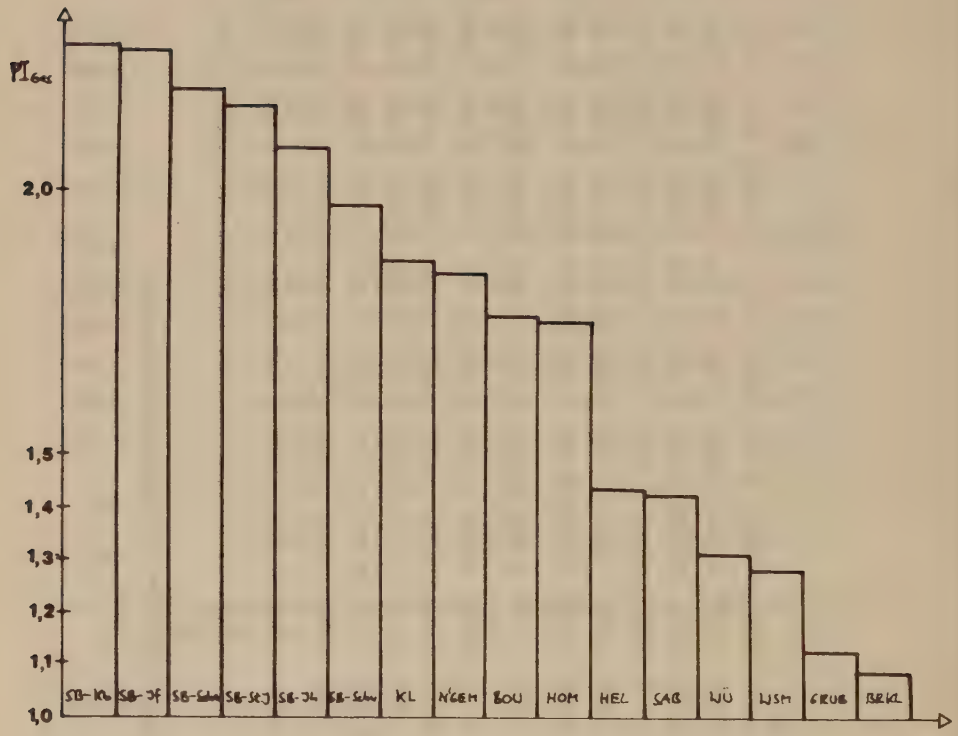


Abb. 27: PI-Gesamtwerte an 10 Loci von 16 Populationen von Abax parallelepipedus

nere Population vom Jägerheim und vom Schwarzenberg bedeutend weniger polymorph als die stadtnahen Populationen. Eine klinale Veränderung des Polymorphismus-Index der übrigen zehn Populationen von Westen nach Osten läßt sich in etwa erkennen. Nur die westliche Population aus den Nordvogesen (s. Abb. 27) steht bezüglich ihrer PI-Werte den östlichen Populationen näher. Darüber hinaus weisen die Populationen aus dem Steigerwald (HEL) und aus Saarburg bei Trier fast identische Werte auf.

Im Großen und Ganzen lassen sich deutliche Übereinstimmungen der PI-Werte von A. parallelepipedus mit den Heterozygotie-Graden der gleichen Art feststellen.

3.2.4.7. Abax parallelus

A. parallelus ist an allen untersuchten Loci polymorph. Sieht man von den Saarbrücker Populationen einmal ab, so läßt sich eine deutliche, klinale Variation, d.h. ein regelmäßiges Ansteigen der PI-Werte von Osten nach Westen erkennen (Tab.31 und Abb.28). Die Population aus Brücklein bei Kulmbach hat die niedrigsten Werte, diejenige aus

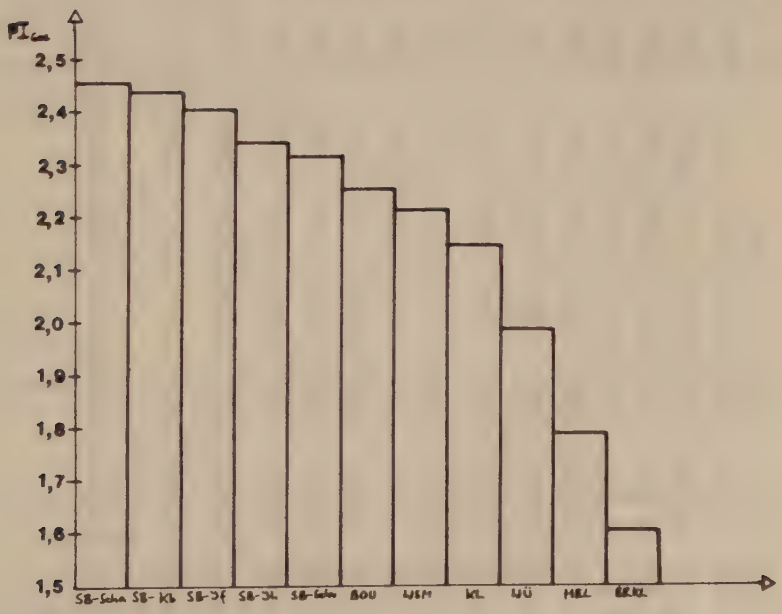


Abb.28: PI-Gesamtwerte an 10 Loci von 11 Populationen von A. parallelus

	SB-Scha	SB-Kb	SB-Jf	SB-Jh	SB-Schw	BOU	WSM	KL	WÜ	HEL	BRKL
Est-A	0,975	1,000	1,000	0,538	0,596	0,438	0,750	0,331	0,461	0,416	0,000
Est-B	3,805	3,866	3,750	4,000	3,825	3,052	2,800	2,847	2,522	1,076	2,502
Est-C	3,941	3,750	3,888	3,332	3,494	3,673	3,675	3,321	1,942	1,769	0,000
Est-D	2,942	3,000	3,000	3,000	3,000	2,778	2,665	2,748	2,730	2,748	2,665
Est-E	0,993	0,997	1,000	1,000	0,960	0,840	0,750	0,556	0,611	0,613	0,000
PI_{Est}	2,531	2,523	2,528	2,374	2,375	2,156	2,128	1,961	1,653	1,324	1,033
Ahp-A	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000
Ahp-B	4,969	4,933	4,434	4,702	4,481	4,800	3,589	4,701	4,700	4,372	3,998
Ahp-C	2,895	2,819	2,942	2,815	2,776	2,921	2,880	2,915	2,874	2,874	2,835
Ahp-D	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
Ahp-E	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
PI_{Ahp}	2,737	2,350	2,275	2,303	2,251	2,344	2,294	2,323	2,315	2,249	2,167
PI_{Ges}	2,452	2,437	2,401	2,339	2,313	2,250	2,211	2,142	1,984	1,787	1,600

Tab. 31: Geographische Variation der Polymorphismus-Indices von Abax parallelus

Burgund die höchsten. Nur die Stadtpopulationen von Saarbrücken übersteigen leicht diesen Wert. Wie bei A. parallelepipedus zeigen auch hier die Populationen von Schanzenberg, Kaninchenberg und der Jägersfreude die höchsten Indices.

3.2.5. GENETISCHE IDENTITÄT UND DISTANZ DER POPULATIONEN

3.2.5.1. Carabus violaceus

Tabelle 32 zeigt die genetischen Identitäten bzw. Distanzen von vier C. violaceus-Populationen, auf insgesamt neun Loci inclusive monomorpher, basierend. Auf die Berechnungsweise wurde in Abschnitt 2.2.5.4. eingegangen. Da die beiden Werte für die Identität und für die Distanz nur durch den negativen natürlichen Logarithmus auseinander hervorgehen, soll im folgenden nur auf die genetischen Distanzwerte eingegangen werden.

	SB-Jf	SB-Jh	SAB	KL
SB-Jf		0,975	0,947	0,926
SB-Jh	0,025		0,966	0,961
SAB	0,054	0,034		0,979
KL	0,077	0,040	0,021	

Tab. 32: Genetische Distanz (unterhalb der Diagonale) und Identität (oberhalb der Diagonale) von vier Populationen von Carabus violaceus

Die geringste genetische Distanz (D = 0,021) weisen die Populationen von Saarburg und Kaiserslautern auf, das größte D besteht zwischen der Kaiserslauterner Population und der von SB-Jf mit 0,077. Die beiden untersuchten Populationen aus dem Verdichtungsraum Saarbrükken unterscheiden sich nur durch ein geringes D von 0,025; dieser Wert liegt jedoch noch um 0,004 höher als zwischen den beiden rhein-

land-pfälzischen Populationen, obwohl diese über 100 km auseinanderliegen, d.h. die Werte der genetischen Distanzen lassen sich nicht mit denen der geographischen Distanzen korrelieren. Die Ergebnisse deuten eine Differenzierung innerhalb der Stadtpopulationen von Saarbrücken an; diese ist jedoch anhand von vier untersuchten Populationen statistisch nicht sicherbar.

3.2.5.2. Carabus problematicus

Auf der Grundlage von neun Loci konnten für C. problematicus sieben Populationen, fünf städtische und zwei naturnahe, auf ihre genetischen Distanzwerte hin untersucht werden (Tab.33).

Die geringste Distanz bzw. die größte Identität besteht zwischen den Saarbrücker Populationen vom Schwarzenberg und vom Jägerheim. Es liegt nahe, daß zwischen diesen Populationen Genfluß besteht; das Fanggebiet am Jägerheim liegt unmittelbar am Fuße des Schwarzenbergs. Die genetische Distanz zwischen diesen identischen Populationen mit der Kaninchenberg-Population ist ebenfalls noch relativ gering. Größte Distanz innerhalb Saarbrückens besteht zwischen den Jä-

	SB-Scha	SB-Kb	SB-Jf	SB-Jh	SB-Schw	N'GEM	GRUB
SB-Sch		0,936	0,950	0,961	0,961	0,879	0,965
SB-Kb	0,066		0,943	0,983	0,987	0,942	0,944
SB-Jf	0,051	0,058		0,929	0,938	0,848	0,908
SB-Jh	0,039	0,017	0,074		0,997	0,951	0,972
SB-Schw	0,040	0,013	0,064	0,003		0,955	0,975
N'GEM	0,129	0,059	0,165	0,050	0,046		0,905
GRUB	0,035	0,057	0,096	0,029	0,026	0,100	

Tab.33: Genetische Distanz (unterhalb der Diagonale) und Identität (oberhalb der Diagonale) von sieben Populationen von Carabus problematicus

gerheim/Schwarzenberg-Populationen und den Populationen von Schanzenberg und von der Jägersfreude. Hier werden beachtlich hohe Werte bis zu 0,074 erreicht. Ähnlich hohe Werte bestehen auch zwischen den city-nächsten Populationen untereinander (Schanzenberg/Kaninchenberg; Schanzenberg/Jägersfreude und Kaninchenberg/Jägersfreude). Das bedeutet, daß diese drei Populationen jeweils eine andere evolutive Richtung für eine Adaptation an die sich verschlechternden Umweltbedingungen genommen haben müssen.

Die genetische Distanz zwischen der Odenwald-Population und den Saarbrücker Stadtpopulationen schwankt zwischen 0,046 (Schwarzenberg) und 0,165 (Jägersfreude), diejenige mit der Population aus dem Fichtelgebirge beträgt 0,1 und liegt damit im gleichen Bereich. Die auf neun Loci basierenden Distanzen sprechen gegen eine genetische Basis einer subspezifischen Abtrennung der Fichtelgebirgspopulation (s. Abschnitt 2.1.1.) von einer westlichen Unterart. Mit demselben Recht könnte man dann auch die Population aus SB-Jf in den Unterart-Status erheben.

3.2.5.3. Carabus nemoralis

Das Ergebnis aus den fünf Saarbrücker Stadtpopulationen von C. problematicus trifft - wenn auch etwas abgeschwächt - für die fünf untersuchten Stadtpopulationen von C. nemoralis zu: geringste Distanzen zwischen den Schwarzenberg/Jägerheim-Populationen, größere (bis zu 0,07) zwischen diesen und den drei city-nächsten Populationen bzw. zwischen diesen untereinander. Die Distanz zwischen der Population vom Schanzenberg und von der Jägersfreude ist jedoch bedeutend geringer als bei C. problematicus (0,022), dagegen sind die Werte zwischen der Kaninchenberg-Population und den beiden Schwarzenberg/Jägerheim-Populationen größer als bei C. problematicus (0,023 bzw. 0,030). Betrachtet man die Population vom Schwarzenberg als die am wenigsten unter selektiv sich verändertem Druck

stehende, also als diejenige mit dem "ursprünglichsten genpool", so läßt sich die Abweichung von dieser Norm bei den drei city-nächsten Populationen als Differenzierung aufgrund selektiv wirkender Kräfte durch Umweltvariablen erklären.

	SB-Scha	SB-Kb	SB-Jf	SB-Jh	SB-Schw
SB-Scha		0,966	0,979	0,960	0,945
SB-Kb	0,035		0,952	0,977	0,970
SB-Jf	0,022	0,049		0,938	0,932
SB-Jh	0,040	0,023	0,063		0,989
SB-Schw	0,057	0,030	0,070	0,011	

Tab. 34: Genetische Distanz (unterhalb der Diagonale) und Identität (oberhalb der Diagonale) von fünf Populationen von Carabus nemoralis

3.2.5.4. Nebria brevicollis

Die Berechnung der genetischen Identität bzw. Distanz fußt auf acht untersuchten Loci dreier Saarbrücker Populationen und zweier rheinland-pfälzischen Populationen. Fast völlige Identität herrscht auch wieder zwischen den Populationen vom Schwarzenberg und vom Jägerheim (D = 0,010). Die city-nähere Kaninchenberg-Population weist zu diesen Werte um 0,05 auf. Die beiden rheinland-pfälzischen Populationen zeigen relativ nahe genetische Verwandtschaftsgrade an (D = 0,037).

Eine nahe Beziehung besteht noch zwischen der Population vom Schwarzenberg und von Kaiserslautern (D = 0,036). Alle anderen Beziehungen weisen große Distanz-Werte auf, die größten Abweichungen werden mit 0,117 und 0,125 zwischen den Populationen aus Rheinland-Pfalz und der Kaninchenberg-Population erreicht (s. Tab. 35).

	SB-Kb	SB-Jh	SB-Schw	SAB	KL
SB-Kb		0,949	0,959	0,889	0,882
SB-Jh	0,052		0,990	0,930	0,949
SB-Schw	0,042	0,010		0,950	0,965
SAB	0,117	0,072	0,051		0,963
KL	0,125	0,052	0,036	0,037	

Tab.35: Genetische Distanz (unterhalb der Diagonale) und Identität (oberhalb der Diagonale) von fünf Populationen von Nebria brevicollis

3.2.5.5. Molops piceus

Die genetischen Distanzberechnungen stützen sich auf insgesamt 10 Loci, unter Einbeziehung eines monomorphen Genlocus. Zur Begutachtung stehen sich drei Saarbrücker Populationen, zwei unterfränkische Populationen und eine Population aus Burgund gegenüber. Das Ergebnis (s. Tab.36) zeigt, daß die Populationen von Molops piceus mit einer Ausnahme nur äußerst geringe genetische Distanzen zwischen 0,004 und 0,017 aufweisen. Selbst so weit auseinander liegende Populationen wie Hellmitzheim (Steigerwald) und Boussenois (Burgund) weisen lediglich Werte von 0,017 auf. Die erwähnte Ausnahme besteht

	SB-Scha	SB-Jf	SB-Schw	BOU	WÜ	HEL
SB-Scha		0,948	0,996	0,986	0,992	0,990
SB-Jf	0,053		0,963	0,938	0,943	0,956
SB-Schw	0,004	0,038		0,987	0,990	0,994
BOU	0,014	0,064	0,013		0,983	0,983
WÜ	0,008	0,059	0,010	0,017		0,996
HEL	0,010	0,045	0,006	0,017	0,004	

Tab.36: Genetische Distanz (unterhalb der Diagonale) und Identität (oberhalb der Diagonale) von sechs Populationen von Molops piceus

in der Population aus SB-Jf. Diese zeigt mit allen anderen Populationen eine vergleichsweise hohe genetische Distanz von durchschnittlich 0,052, was auf eine besondere Differenzierung dieser Population hinweist.

3.2.5.6. Abax parallelepipedus

Tabelle 37 bringt die genetischen Distanz- bzw. Identitätswerte von A. parallelepipedus, die auf zehn Loci, einschließlich zweier monomorphen, fußen.

(a) Die genetischen Distanzen der sechs Saarbrücker Populationen: Die Ergebnisse weisen noch einmal auf die Heterogenität innerhalb der Stadtpopulationen von A. parallelepipedus hin. Die genetischen Distanzen reichen über ein weites Spektrum von D = 0,021 (Schanzenberg/Kaninchenberg) bis D = 0,208 (Schwarzenberg/Jägersfreude). Die vier city-nächsten Populationen (St.J, Scha, Kb und Jf) haben zwar niedrigere Werte zwischen 0,021 und 0,042, verglichen mit den anderen Arten und der geringen Entfernung ihrer Habitate sind diese jedoch beachtenswert. Sie deuten ferner darauf hin, daß A. parallelepipedus in der Lage ist, sich auf unterschiedliche genetisch gesteuerte Weise (die Mechanismen sind unbekannt) solch stark anthropogenen überformten Biotopen anzupassen. Auch die Distanz dieser vier Populationen gegenüber den beiden Schwarzenberg/Jägerheim-Populationen sprechen für eine solche These.

(b) Die genetischen Distanzen zwischen den Saarbrücker und den übrigen Populationen:
Tabelle 37 zeigt, daß diese Werte sehr hoch sind. Sie schwanken zwischen 0,052 (Schanzenberg/Kaiserslautern) und 0,359 (Jägersfreude/Wingen-sur-Moder). Klinale Tendenzen lassen sich nur zwischen den Saarbrücker und den rechtsrheinischen Populationen nach Osten zu erkennen. Allerdings weist gerade die relativ nahe gelegene Popula-

	SB-St.J	SB-Scha	SB-Kb	SB-Jf	SB-Jh	SB-Schw	BOU	WSM	SAB	HOM	KL	N'GEM	WÜ	HEL	BRKL	GRUB
Sb-St.J		0,976	0,959	0,959	0,903	0,887	0,830	0,774	0,810	0,862	0,929	0,918	0,855	0,827	0,823	0,816
SB-Scha	0,024		0,979	0,960	0,924	0,890	0,855	0,804	0,926	0,930	0,949	0,894	0,857	0,829	0,833	0,844
SB-Kb	0,041	0,021		0,977	0,917	0,894	0,854	0,776	0,800	0,902	0,922	0,861	0,820	0,817	0,785	0,807
SB-Jf	0,042	0,041	0,023		0,904	0,812	0,762	0,698	0,760	0,877	0,902	0,896	0,820	0,833	0,796	0,794
SB-Jh	0,102	0,079	0,087	0,101		0,958	0,882	0,815	0,852	0,872	0,868	0,818	0,771	0,768	0,745	0,760
SB-Schw	0,119	0,117	0,111	0,208	0,042		0,910	0,846	0,866	0,861	0,905	0,822	0,792	0,780	0,775	0,785
BOU	0,186	0,156	0,158	0,272	0,126	0,095		0,970	0,853	0,822	0,863	0,746	0,741	0,826	0,790	0,833
WSM	0,257	0,219	0,253	0,359	0,205	0,168	0,030		0,808	0,810	0,823	0,698	0,828	0,817	0,811	0,850
SAB	0,211	0,076	0,223	0,275	0,160	0,144	0,159	0,213		0,868	0,901	0,825	0,872	0,806	0,862	0,888
HOM	0,149	0,073	0,103	0,132	0,137	0,149	0,196	0,211	0,142		0,935	0,873	0,915	0,865	0,910	0,921
KL	0,073	0,052	0,081	0,103	0,141	0,100	0,147	0,195	0,104	0,067		0,915	0,913	0,833	0,899	0,903
N'GEM	0,086	0,112	0,150	0,110	0,201	0,196	0,293	0,359	0,192	0,136	0,089		0,899	0,832	0,772	0,857
WÜ	0,156	0,154	0,199	0,199	0,260	0,234	0,300	0,188	0,136	0,089	0,091	0,106		0,952	0,993	0,989
HEL	0,190	0,187	0,202	0,182	0,264	0,248	0,191	0,203	0,216	0,145	0,182	0,184	0,049		0,933	0,945
BRKL	0,194	0,182	0,242	0,228	0,294	0,256	0,236	0,209	0,149	0,094	0,106	0,259	0,007	0,070		1,000
GRUB	0,203	0,169	0,214	0,230	0,275	0,241	0,183	0,162	0,119	0,083	0,103	0,154	0,011	0,056	0,000	

Tab. 37: Genetische Distanz (unterhalb der Diagonale) und Identität (oberhalb der Diagonale) von 16 Populationen von Abax parallelepipedus

tion aus Wingen-sur-Moder den höchsten Wert auf.

(c) Die genetischen Distanzen zwischen den linksrheinischen Populationen, ohne diejenigen von Saarbrücken:
Zwischen den beiden nordfranzösischen Populationen scheinen enge Beziehungen zu bestehen (D = 0,03); ebenso zwischen den Populationen aus Homburg und Kaiserslautern (0,067). Alle anderen Beziehungen weisen genetische Distanzwerte von 0,104 bis 0,213 auf.

(d) Die genetischen Distanzen zwischen den rechtsrheinischen Populationen:
Unter den nordbayerischen Populationen liegen die Werte relativ niedrig (unter 0,1). Völlige Identität herrscht zwischen der Population aus Brücklein und der aus Grub. Dagegen zeigen die vier nordbayerischen Populationen und diejenigen aus Neckargemünd größere genetische Distanzen.

(e) Die genetischen Distanzen der links- und rechtsrheinischen Populationen (ohne diejenigen von Saarbrücken):
Alle Werte sind - verglichen mit anderen Arten - sehr hoch. Lediglich die Distanzen von KL/N'GEM, HOM/WÜ, HOM/BRKL und HOM/GRUB weisen Werte unter 0,1 auf. Die größte genetische Distanz besteht nicht zwischen den am weitesten auseinanderliegenden Populationen wie z.B. Grub und Boussenois, sondern zwischen den Populationen von Wingen-sur-Moder und Neckargemünd (D = 0,359).

Verglichen mit den vorher behandelten Arten, weist A. parallelepipedus die höchsten Distanzwerte zwischen allen Populationen auf, d.h. es hat eine ungeheure Bildung "genetischer Unterarten" stattgefunden, die morphologisch in keiner Weise zum Ausdruck kommt.

3.2.5.7. Abax parallelus

Von A. parallelus wurden die genetischen Distanzwerte zwischen 11

	SB-Scha	SB-Kb	SB-Jf	SB-Jh	SB-Schw	BOU	WSM	KL	WÜ	HEL	BRKL
SB-Scha		0,981	0,961	0,943	0,962	0,943	0,943	0,919	0,905	0,881	0,833
SB-Kb	0,019		0,968	0,920	0,934	0,892	0,891	0,863	0,842	0,812	0,766
SB-Jf	0,040	0,033		0,938	0,928	0,884	0,900	0,859	0,827	0,794	0,748
SB-Jh	0,059	0,083	0,064		0,945	0,898	0,889	0,861	0,825	0,790	0,759
SB-Schw	0,039	0,068	0,075	0,057		0,946	0,949	0,937	0,937	0,909	0,895
BOU	0,058	0,114	0,123	0,107	0,055		0,980	0,985	0,965	0,951	0,917
WSM	0,059	0,115	0,105	0,118	0,052	0,020		0,979	0,960	0,943	0,918
KL	0,085	0,147	0,152	0,149	0,065	0,015	0,021		0,984	0,975	0,961
WÜ	0,100	0,171	0,191	0,192	0,065	0,035	0,041	0,016		0,994	0,981
HEL	0,127	0,208	0,231	0,235	0,096	0,051	0,059	0,025	0,006		0,979
BRKL	0,182	0,267	0,291	0,276	0,111	0,087	0,086	0,040	0,020	0,022	

Tab. 38: Genetische Distanz (unterhalb der Diagonale) und Identität (oberhalb der Diagonale) von 11 Populationen von Abax parallelus

Populationen auf der Basis von zehn Loci berechnet (s. Tab.38). Die Werte erreichen im allgemeinen nicht die Werte von A. parallelepipedus, sind aber auch recht hoch. Fast keine genetische Distanz besteht zwischen den Populationen Schanzenberg/Kaninchenberg, Boussenois/Wingen-sur-Moder, Boussenois/Kaiserslautern, Kaiserslautern/Wingen-sur-Moder, Würzburg/Kaiserslautern, Würzburg/Hellmitzheim und Würzburg/Brücklein mit Werten unter 0,020. Es fällt sofort ins Auge, daß die Distanz zwischen den naturnahen Populationen signifikant geringer ist (kein Wert übersteigt 0,087), als zwischen den städtischen Populationen (Werte um 0,2 sind keine Seltenheit).

Innerhalb der Saarbrücker Populationen bestehen die größten Distanzen zwischen den citynahen und den Stadtrand-Populationen. Die Variation innerhalb dieser Populationen ist etwa so hoch wie bei A. parallelepipedus. Die Werte zwischen den Saarbrücker und den naturnahen Populationen nehmen von Westen nach Osten in jedem der 5 Fälle klinal zu.

4. DISKUSSION

4.1. INTERSPEZIFISCHE VARIATION

Beim Vergleich der Untersuchungsergebnisse der neun Carabiden-Arten aus vier Gattungen mit denjenigen anderer Tiergruppen zeigt sich deutlich, daß bei der Bewertung elektrophoretisch entdeckter interspezifischen Variation mit äußerster Vorsicht vorgegangen werden muß. Der Wert für biochemische Taxonomie als ergänzende Methode zur morphologischen Taxonomie soll daher diskutiert werden.

Biochemisch-taxonomische Mittel sind besonders bei sehr nahe verwandten Geschwister-Arten eines Superspezies-Komplexes oder bei besonders schwierig zu determinierenden Gruppen sinnvoll einsetzbar. Trotzdem bedienen sich viele Autoren biochemischer Methoden zur Trennung von Arten, die sich äußerlich morphologisch ohne weiteres unterscheiden ließen. Biochemische Charakteristika wurden hierbei meist zur Lösung von Evolutionsfragen eingesetzt. Der Gegenwart verschiedener Enzymkomponenten wird dann für Fragen des Verwandtschaftsgrades von Spezies, sowie für taxonomische und evolutive Probleme die gleiche Bedeutung beigemessen wie morphologische Charakteristika (KAPLAN, CIOTTI, HAMOLSKY & BIEBER, 1960; THROCKMORTON, 1962; UTTER, ALLENDORF & MAY, 1976).

Aus den verschiedensten Pflanzen- und Tiergruppen liegen Ergebnisse vor, die eine Einsetzung derlei biochemischer Mittel für taxonomische und evolutive Aussagen rechtfertigen, so z. B. DESBOROUGH & PELOQUIN (1966) für Arten der Gattung Solanum; SAITO (1970) für fünf Arten der Gattung Alnus; SHEEN (1972) für das Genus Nicotiana; HAITES, DON & MASTERS (1972) für acht Wurmarten aus verschiedenen Stämmen; STEPHEN (1961) für 14 Orthopteren-Arten; NYMAN (1967) für 11 Salmoniden-Arten; SHARP (1973) für Thunus-Arten; CASE & WAKE (1975) für fünf Vertreter aus fünf Amphibien-

Genera; BOEHM & IRWIN (1970) sowie FERGUSON & BRAMFORD (1973) für verschiedene Columbiden-Arten; PAULOV (1973 u. 1974) für elektrophoretische Vergleiche zwischen verschiedenen Säugern wie Rattus norvegicus, Mus musculus, Cavia porcellus, Oryctolagus cuniculus oder Mesocricetus auratus. Diese Liste ließe sich beliebig erweitern.

Im Gegensatz zu diesen Ergebnissen, die eine biochemische Taxonomie rechtfertigen würden, steht eine vergleichbare Anzahl von Ergebnissen, die dieses nicht zulassen. So untersuchten NOBREGA, MAIA, COLLI & SALDANHA (1970) die Glucose-6-phosphatdehydrogenase-Aktivität von Erythrozyten 28 verschiedener Vertebraten-Arten; sie konnten keine klare Korrelation der genetischen Variabilität zu der phylogenetischen Stellung der jeweiligen Art bestätigen. STEPHEN & CHELDELIN (1973) stellten sehr einheitliche elektrophoretische Bilder der α-Glycerophosphatdehydrogenase von 21 Hymenopteren-Arten fest, die zwar Genus-Spezifität, aber keinerlei Spezies-Spezifität aufwiesen. Esterase-Isoenzym-Variabilität bei der Gattung Drosophila konnte nicht in Korrelation zu einer taxonomischen Untergliederung in Subgenera gebracht werden (JOHNSON & BEALLE, 1968). Zwei morphologisch differenzierte Subspezies der Eidechse Sceloporus undulatus zeigten keinerlei biochemisch-genetische Differenzen bezüglich 13 untersuchter Enzym-Loci (SPOHN & GUTTMAN, 1976). Neun Arten der Drosophila virilis-Gruppe wiesen sogar völlig identische Proteinmuster auf (HUBBY & THROCKMORTON, 1965). Solche völlig negativen Ergebnisse wurden auch bei Plasma-Transferrinen von Columbiden (FERGUSON, 1971), bei Blutproteinen von Geospizinen (FORD, EWING & PARKIN, 1974), bei Fisch-Hämoglobin (KOEHN, 1969 a u. b; POLUHOWICH, 1970) oder bei Muskel-Lactatdehydrogenase von Salmoniden (SAUNDERS & McKENZIE, 1971; SCHOLL & GEIGER, 1976) festgestellt.

Andererseits gelang mit Hilfe elektrophoretischer Methoden die Entdeckung zweier Geschwisterarten von Populationen von Thyonella gemmata (Holothuria). Als "taxonomisches" Protein diente hierbei Esterase sowie Hämoglobin (MANWELL & BAKER, 1963). Esterasen erwiesen sich auch beim Vibrio cholerae-Bakterien-Komplex oder beim Anolis roquet-Komplex (Iguanidae) als gute taxonomische Differenzierungs-Enzyme (ADEYEMO, ELLINGSEN & COLWELL, 1966; GORMAN & DESSAUER, 1966). Hämoglobin-Studien bei Eidechsen erwiesen sich dagegen als weniger geeignet (GUTTMAN, 1970 a u. b u. 1971). Das Problem der Proteindifferenzierung bei Geschwister-Arten (sog. "sibling species") wird auch von HUBBY & THROCKMORTON (1968) beim Genus Drosophila angegangen. Es wurde anhand von 18 untersuchten Genloci herausgefunden, daß "sibling"-Paare durchschnittlich 50% Isoenzyme identischer elektrophoretischer Mobilität gemeinsam haben; während dies bei Nichtgeschwister-Arten des gleichen Genus nur 18% sind. AYALA & POWELL (1972) definieren darüber hinaus für Geschwister-Arten bei Drosophila einen Genlocus als "diagnostisch", falls die Wahrscheinlichkeit, ein Individuum einem von zwei Arten zuzuschreiben, 99% oder höher ist. Die Untersuchungen an 28 Loci zweier "sibling species"-Gruppen, der D. willistoni-Gruppe mit sechs Geschwister-Arten und der D. pseudoobscura/D. persimilis-Gruppe, zeigen, daß 15 bis 32% der Loci als diagnostisch zu bezeichnen sind. Zu ähnlichen Resultaten kommen auch KANAPI & WHEELER (1970) bei drei Arten des Drosophila nasuta-Komplexes, allerdings unter Hinweis darauf, daß die Artunterschiede äußerst gering sind.

Das trifft im Großen und Ganzen auch für die neun untersuchten Coleopteren-Arten, die vier Gattungen einer Familie repräsentieren, zu. Die zehn untersuchten Loci (fünf Est- und fünf Ahp-Loci) zeigen zwar eine ungeheure individuelle Heterogenität, die auf polymorphe Isoenzymbanden zurückzuführen ist. Sieht man jedoch von dieser in-

traspezifischen Variabilität ab, lassen sich die Isoenzymbanden in sehr homogene Gruppen-Konstellationen zusammenfassen, die nur genus-spezifische Abweichungen zeigen. Einzige Ausnahmen stellen die Est-A- und Est-C-Loci bei Carabus coriaceus dar (s. Abb.13), die darauf deuten, daß der Subgenus Procrustes, dem coriaceus zugeordnet wird, weniger nah verwandt ist den Subgenera Chrysocarabus, Megodontus, Mesocarabus und Archicarabus, denen die Arten auronitens, violaceus, problematicus und nemoralis angehören (FREUDE, HARDE & LOHSE, 1976). Die Bestätigung einer solchen Hypothese müßte erst durch weitere Untersuchungen mit weiteren Enzymsystemen abgesichert werden. Cytologisch weisen die fünf Arten keinerlei Unterschiede auf (BOUIX, 1965) und deuten daher auf keine Sonderstellung des Subgenus Procrustes.

Viele Autoren taxonomisch-biochemischer Arbeiten machen den entscheidenden Fehler, ihre Aussagen durch zu wenig Untersuchungsmaterial zu belegen. Markante Unterschiede im Protein- und Enzym-Muster weniger Exemplare sind nicht ohne weiteres von taxonomischem Wert, sondern es ist naheliegender, daß Polymorphismus-Erscheinungen diese unterschiedlichen elektrophoretischen Bilder induzieren. Erst nach Abklären des Ausmaßes des Polymorphismus, d.h. nach Untersuchung von signifikantem Belegmaterials, ist es möglich, Fehler beim Bestimmen von Verwandtschaftsgraden zu vermeiden. Außerdem lassen sich taxonomische Aussagen nur anhand mehrerer Enzym-Systeme und - wenn möglich - verschiedener elektrophoretischer Trennmethoden (GUTTMAN, 1973) beurteilen. Sehr gut verwendbar sind dann auch Berechnungen der interspezifischen Distanz, wie sie im vorliegenden Fall für intraspezifische Analysen verwendet wurden (HUBBY & THROCKMORTON, 1965; DAY, 1972; SCHMIEL & GUTTMAN, 1974; WEINSTEIN & YERGER, 1976 a u. b; FOOTE & MACMAHON, 1977).

4.2. INTRASPEZIFISCHE VARIATION

Für das eigentliche Ziel dieser Arbeit, nämlich mit Hilfe einer intraspezifischen populationsgenetischen Analyse auf der Basis von Allelfrequenzen signifikante Populationsunterschiede aufzuzeigen, die sich unter Umständen mit Raumqualitäten korrelieren lassen, erwies sich die ausführlich beschriebene disk-elektrophoretische Trennmethode mit Polyacrylamidgelen als Trägermedium als sehr brauchbar. Durch Standardisierung konnte eine ausgezeichnete Auflösung von allgemeinen Hämolymphproteinen und Esterasen erzielt werden, so daß unter Ausschaltung möglicher methodischer Fehlerquellen (z.B. Beeinflussung der Ergebnisse durch Geschlechtsspezifität oder durch Veränderungen beim analytischen Trannvorgang) eine sehr gute Reproduzierbarkeit der Methode gegeben war - eine Grundvoraussetzung für die Isoenzymanalyse. Die Systeme der Allgemeinen Hämolymphproteine und der Esterasen erwiesen sich als denkbar geeignet für eine derartige Analyse, was im Grunde zu erwarten war, enthüllen gerade für diese Systeme Invertebraten einen reichen Polymorphismus (z.B. ZOUROS, TSAKAS & KRIMBAS, 1968). Hinsichtlich der Verwendung von Esterase-Aktivitäten schreibt SPRAGUE (1970): "The author believes that electrophoretic methods offer the most useful approach found to date for the study of the so-called subpopulation problem and the related problems of defining the relationship between biological populations and the physical and chemical nature of their environment."

Ein entscheidender Vorteil der Isoenzymanalyse mit Hilfe elektrophoretischer Methoden liegt darin, daß es ohne zeitaufwendige oder undurchführbare Kreuzungsanalysen bedingt möglich geworden ist, Einblick in die genetische Struktur von Arten bzw. von Populationen zu gewinnen. Hinweise auf die genetische Variation innerhalb und zwischen natürlichen Lokalpopulationen lassen sich daher erbringen,

ohne die komplizierten, genetischen Mechanismen, die für eine Isoenzym-Variation verantwortlich sind, zu kennen (BERGMANN, 1973 a u. b), d.h. die Gene bzw. Allele können an ihren Produkten erkannt werden, oder anders ausgedrückt: Die Vielfalt der Isoenzymmuster ist auf die Vielfalt der genetischen Struktur zurückzuführen (BARTELS, 1971 a u. b). "Da es für eine natürliche Population kein spezifischeres Kriterium als ihren "Genpool" gibt, wird die beste Charakterisierung einer Population folglich durch Daten ihres Genpols, d.h. durch ihre Gene und deren Häufigkeiten ermöglicht." (BERGMANN, 1975 a).

Das grundlegendste Ergebnis dieser Arbeit bestand daher in der Entdeckung einer enormen geographischen Variation der Allelfrequenzen von insgesamt 54 untersuchten Carabiden-Populationen von Waldinseln einer Großstadt und von mitteleuropäischen Fageten. Bereits anhand der Zahlenwerte-Verteilung der Allelfrequenzen einzelner Loci lassen sich inter-Populations-Tendenzen ablesen, die zum Teil klinaler Natur sind (z.B. eine Abnahme des Est-C^3-Allels von West nach Ost bei A. parallelus), zum Teil jedoch durch Umwelt-Störfaktoren scheinbar keiner klinalen Variation unterliegen. So ist z.B. der Unterschied in der Allelfrequenz-Verteilung bei C. violaceus zwischen zwei Saarbrücker Populationen, deren Habitate nur wenige km auseinanderliegen, größer als von Populationen innerhalb von Rheinland-Pfalz, die über 100 km auseinanderliegen.

Zur Veranschaulichung dieser Variation wurden - immer auf der Grundlage der Allelfrequenzen - Berechnungen angestellt, die Aussagen treffen über

(1) den Grad der Heterozygotie der einzelnen Populationen,
(2) den Grad des Polymorphismus der einzelnen Populationen und
(3) den Grad der genetischen intraspezifischen Identität bzw. Distanz.

Diese drei Methoden erfüllen den Zweck, ein- und dasselbe Phäno-

men, nämlich das Auftreten polymorpher Populationen, von verschiedenen Seiten aus zu betrachten und unter Umständen noch zu differenzieren. Es konnte z.B. anhand der Allelfrequenzen von C. problematicus eine durchwegs geringe Heterozygotie und ein sehr niedriger Polymorphismus-Index in citynahen Saarbrücker Populationen festgestellt werden, was auf keine besondere Adaptationsfähigkeit hinwies. Erst die Berechnung der genetischen Distanz brachte zutage, daß sich gerade diese Stadtpopulationen untereinander stark unterscheiden, sich also unterschiedlich adaptiv differenziert haben müssen.

Die anderen sechs Arten reagierten auf veränderte Raumqualitäten ihrer Habitate mit einem hohen Polymorphismus bzw. einem hohen Anteil von Heterozygoten, bzw. mit einem im Gleichgewicht stehenden Allelfrequenz-Verhältnis. Ihre genetischen Distanzen waren nicht ganz so hoch wie bei C. problematicus. Sehr oft treten die errechneten Maximumwerte für die Heterozygotie H, den Polymorphismus-Index PI und für die genetischen Distanzen D bei den drei Populationen von Schanzenberg, der Jägersfreude und vom Kaninchenberg im Stadtgebiet Saarbrückens auf, und zwar signifikant bei allen untersuchten Arten. Der größten Differenzierungskraft unterliegen dabei wohl die beiden Arten A. parallelepipedus und A. parallelus, von denen auch das umfangreichste Untersuchungsmaterial vorlag. Diese beiden Arten zeigen neben enorm hohen Werten für H und PI in den städtischen Populationen hohe Distanzwerte aller Populationen untereinander. A. parallelepipedus und A. parallelus zeigen dabei die gleichen Tendenzen, d.h. die gleichen adaptiven Fähigkeiten. Eine ökologische Einordnung der beiden Arten in euryök (A. parallelepipedus) und stenök (A. parallelus) muß daher von dieser Seite aus revidiert werden. Beide Arten zeigen genetisch eine enorme Vielfalt für die Anpassung an sich verändernde Umweltqualitäten in Ballungsräumen.

Der hohe Polymorphismus der untersuchten Carabidenpopulationen, gekoppelt mit einem hohen Heterozygoten-Anteil und großen genetischen Distanzwerten geographisch eng beieinander liegender Stadtpopulationen, wirft die Frage auf, wie eine scheinbare Korrelation mit Umweltfaktoren zu beurteilen ist, d.h. welche Rolle die Selektion zur Bildung bzw. zum Aufrechterhalten eines Polymorphismus dabei spielt. Die Rolle der Selektion ist nach LUSH (1970) noch ungewiß. Einige Autoren vertreten die Ansicht, daß die meisten Allelmannigfaltigkeiten adaptiv bzw. selektiv neutral seien, d.h. keiner funktionellen Adaptation unterliegen. PESCH (1974) konnte keine Korrelation eines aufgezeigten Esterase-Polymorphismus von Mollusken mit der geographischen Lage verschiedener nordamerikanischer Populationen feststellen. Auch eine "Umweltbelastung" in Form von Insektizidstress zeigte bei Mus musculus (GRAF, GUTTMAN & BARRETT, 1976) und bei Musca domestica (VAN ASPEREN, 1964) keinerlei Korrelation zum genetischen Polymorphismus.

Eine Vielzahl von Beobachtungen sprechen jedoch gegen eine "Neutralitäts-Hypothese", sondern für die These, daß Polymorphismus durch selektionierende Kräfte einer heterogenen Umwelt induziert wird (AYALA, POWELL & DOBZHANSKY, 1971; BRYANT, 1974 a u. b). Auch Versuche, das Polymorphismus-Phänomen mit Größen wie Populationsdichte (DOBROWOLSKA, 1975) oder Gendrift (SELANDER, 1970) in Verbindung zu bringen, schlugen fehl.

Der treffendste Beweis gegen solcherlei Theorien liefert der nachgewiesene Anstieg der Heterozygotie zweier isolierter parthenogenetischer Crustaceenpopulationen von Daphnia magna (HEBERT, WARD & GIBSON, 1972).

Auch dem Argument, hohe Polymorphismus-Werte von Populationen, verursacht durch den selektiven Vorteil der Heterozygoten, würden notwendigerweise eine enorme genetische Last für die Population darstellen, konnte entgegengehalten werden, daß immer nur ein Bruch-

teil der Individuen einer Population Träger des "optimalen" Genotyps ist und dem balancierten Polymorphismus Schranken durch Inzucht, die in jeder Population mehr oder weniger häufig auftritt, gesetzt sind (SVED, REED & BODMER, 1967). Bei Mäusen und bei Fruchtfliegen mit sehr schneller Vermehrungsrate konnte eindeutig nachgewiesen werden, daß sich Polymorphismus über lange Reihen von Generationen gleichmäßig ausbalanciert halten kann (PRAKASH & LEWONTIN, 1968; RUDDLE & RODERICK, 1968).

Wichtigste selektionierende Kraft für nachgewiesene adaptive polymorphe Enzymvarianten scheinen Klimavariablen, ganz besonders Temperaturfaktoren zu sein. Klinale Korrelationen von Allelfrequenz-Variabilitäten zur geographischen Breite konnte bei Schlangen (DESSAUER & POUGH, 1975), bei Bufo americanus (GUTTMAN, 1975), bei Fischen (KOEHN & RASMUSSEN, 1967; KOEHN, 1968 u. 1969 b) und bei Coniferen-Saatgut (BERGMANN, 1975 a u. b) aufgezeigt werden. Ein Barsch des Pazifischen Ozeans, Sebastes alutes, zeigt einen signifikant höheren Polymorphismus bzw. Heterozygoten-Anteil bei Fängen aus tieferen Wasserschichten (UTTER, HODGINS & ALLENDORF, 1974). Weitere Populationsantworten auf die Selektionskräfte einer klimatisch heterogenen Umwelt zeigen z.B. eurytherme Fische (BALDWIN & HOCHACHKA, 1970; MOON & HOCHACHKA, 1971; SOMERO & HOCHACHKA, 1971; KENT & HART, 1976). Hier begünstigt die Selektion Enzymheterogenitäten, damit die Arten auf diese Weise eine größere genetische Flexibilität (HALL & FENG, 1976) erhalten. KOEHN (1971) bezeichnet daher Genetischen Polymorphismus als Strategie von Tierpopulationen, auch die kleinsten ökologischen Nischen besetzen zu können (BEARDMORE & LEVINE, 1963; JOHNSON, SCHAFFER, GILLESPY & ROCKWOOD, 1969; UTTER & HODGINS, 1972; TURNER, 1973; SELANDER, KAUFMAN, BAKER & WILLIAMS, 1975).

POWELL (1971) konnte experimentell bei Drosophila-Zucht-Popula-

tionen nachweisen, daß die Zahl der Allele pro Locus und der Anteil der Heterozygoten in Populationen, die einer heterogenen Umwelt ausgesetzt sind, größer ist als bei Populationen, die einer konstanten Umwelt ausgesetzt sind. NEVO (1976) wies für natürliche Populationen von Pelobates-Arten nach, daß in konstanten Umwelten eine Selektion für Homozygotie als adaptive Strategie operiert. Das Erkennen von Korrelationen zwischen intraspezifischen Enzymvarianten und Umwelt-Parametern ist oft schwierig (HARRIS, 1974). Außerdem sind dabei positive Korrelationen kein Beweis für eine kausale Beziehung (BRYANT, 1974 a u. b) zwischen dem Polymorphismus-Phänomen und Umweltheterogenitäten, da über die Mechanismen nichts bekannt ist. Daß eine Kausalbeziehung bestehen muß, ist jedoch auch aus den Untersuchungsergebnissen an Carabidenpopulationen naheliegend. Selbst die scheinbar nicht klinale Variation von Allelhäufigkeiten läßt sich unter diesem Blickwinkel erklären. So sind die großen Allelfrequenzverschiebungen von Arten wie C. problematicus oder A. parallelepipedus zwischen den Populationen des Verdichtungsraums Saarbrücken möglicherweise eine Folge von speziellen Selektionsantworten der einzelnen Populationen auf eine stark differenzierte, noch leidlich unbekannte Heterogenität jeder einzelnen Lokalität. Diese Spezialisierung kann so weit führen, daß Populationen, deren Habitate mehrere 100 km auseinanderliegen, bedingt durch ein ähnliches Umwelt-Muster ("patchy environment" - LEVINS & MACARTHUR, 1966) genetisch identisch sind, während Populationen, deren Habitate nur wenige km entfernt auseinander liegen, hohe genetische Distanzwerte aufweisen. Auf dieses Phänomen wiesen schon MURDOCK, FERGUSON & SEED (1975) für Mytilus edulis irischer Küsten hin.

Da jede Population folglich das Ergebnis eines fortgesetzten Selektionsprozesses ist und die Polymorphismen nicht spontan auftreten, ist es sehr wahrscheinlich, daß auch polymorphe Populationen aus

urbanen Systemen einen Selektionsvorteil (SHAW, 1969) besitzen. Diese Populationen müssen also einen Anstieg ihrer Fitness-Werte zeigen. Entsprechende theoretische Berechnungen der Fitness als Funktion der Allelfrequenzen und ihrer Umwelt wurden bereits erfolgreich durchgeführt (KIMURA & CROW, 1964; LEVINS, 1968; SMITH, 1970; KOJIMA & HUANG, 1972; HARDWICK & WOOD, 1972; DEAKIN, 1966; TEMPLETON & ROTHMAN, 1974).

Den besten Beweis für die Stichhaltigkeit solcher Hypothesen lieferten auch die untersuchten Carabidenpopulationen. Verschiedene Arten, die unter nahezu denselben ökologischen Bedingungen gleiche Habitate bewohnen (z.B. die Populationen von C. violaceus, C. nemoralis, A. parallelepipedus und A. parallelus von Saarbrücken-Jägersfreude), reagieren auf gleiche Umweltheterogenitätsmuster mit korrelierten Strategien (KOEHN & MITTON, 1972), nämlich - wie bei dem der Jägersfreude-Populationen - mit einem Anstieg des Polymorphismus und des Heterozygoten-Anteils, was beides möglichst ausbalancierte Allelfrequenz-Verhältnisse pro Genlocus voraussetzt.

Das Auftreten von Loci, die mit ähnlichen korrelierten Strategien arbeiten, kann daher wenig Information über Subpopulation-Strukturen liefern, sondern kann nur zur Einschätzung von Umweltheterogenitäten herangezogen werden. BRYANT (1974 a) vertritt die Auffassung, daß bis zu 70% der geographischen Variation der Heterozygotie bei vielen Organismen nur mit Daten der Umweltvariabilität erklärt werden können.

Die Allelfrequenzen der untersuchten Populationen stellen eine Art momentane Genpool-Bestandsaufnahme zum Zeitpunkt 1976/77 dar. Von großer Bedeutung wäre es, die zeitliche Veränderung des Allelbestandes dieser Populationen zu erfassen, um entsprechende Aussagen über die Zu- oder Abnahme von Einzel-Allelfrequenzen machen zu können. Vielleicht ließen sich auf diese Weise eventuelle Belast-

barkeitsgrenzen von Populationen voraussagen, um so einer Extinktion derselben vorbeugend entgegenzuwirken. NYMAN (1975) stellte beispielsweise bei Populationen von Gymnocephalus cernua im Bereich von Heißwassereinleitern eines Atomkraftwerkes an der schwedischen Küste innerhalb eines Jahres eine erhebliche Frequenz-Änderung eines Esterase-Allels von 0,50 auf 0,89 fest. Für die Speicherung solcher mit Hilfe elektrophoretisch analysierbarer Daten des Genpools wurde von PRIBOR, KIRKHAM & FELLOWS (1968) bereits ein Computer-Programm entwickelt.

5. ZUSAMMENFASSUNG

Mit Hilfe der disk-elektrophoretischen Trennmethode in Polyacrylamidgelen gelang bei 54 untersuchten, mitteleuropäischen Carabiden-Populationen städtischer und naturnaher Habitate die Entdeckung von Isoenzym-Systemen der Esterase und der Allgemeinen Hämolymphproteine.

Eine Isoenzym-Analyse bei sieben Arten auf der Basis von Allelfrequenzen von zehn Genloci deckte einen hohen Polymorphismus bei den meisten Populationen auf.

Die intraspezifische, geographische Variation des Polymorphismus (Allelfrequenz-Verteilung, Heterozygotie-Grad, Polymorphismus-Grad und genetische Identität bzw. Distanz der Populationen) konnte signifikant mit Umweltheterogenitäten in Korrelation gebracht werden, besonders bei den innerstädtischen Populationen von C. violaceus, C. problematicus, C. nemoralis, A. parallelepipedus und A. parallelus. Bei den naturnahen Populationen konnten klinale Variationen identifiziert werden.

Eine Kausalbeziehung zwischen den auftretenden Isoenzym-Polymorphismen und ihren selektiven Vorteilen konnte nicht gesichert werden.

Für interspezifische Vergleiche der Isoenzym-Muster ergaben sich Genus-Spezifitäten, aber nicht immer Spezies-Spezifitäten.

5. SUMMARY

With the aid of the disc-electrophoretic separation method using polyacrylamide gels, isozyme systems of the esterase and general haemolymph proteins were discovered in 54 Central European Carabid populations of urban and nearly natural habitats.

An isozyme analysis of 7 species on the basis of allele frequencies of 10 gene loci showed a strong polymorphism with most of the populations.

The intraspecific, geographical variation of this polymorphism (allele frequency distribution, degree of heterozygosity, degree of polymorphism and genetic identity, respectively distance of the populations) was found to be significantly correlated with the heterogeneity of the environment, especially in the case of the inner-city populations of C. violaceus, C. problematicus, C. nemoralis, A. parallelepipedus and A. parallelus. With the nearly natural populations clinal variations could be identified.

A causal relationship between occuring isozyme polymorphisms and their selective advantages could not be proven.

Interspecific comparison of the isozyme patterns showed genus-specifities, but not always species-specifities.

6. LITERATUR

ABATH, G.M., COUTINHO, H.B. & R. HUNTER (1962): Estudo histoquímico das esterases de órgãos humanos através da electroforese em gel de amido. - An. Fac. Med. Univ. Recife, 22: 37-43

ADEYEMO, V.I., ELLINGSEN, N.H. & R.R. COLWELL (1966): Electrophoretic analysis in bacterial taxonomy - Esterase systems in Vibrio cholerae and related Vibrio sp.. - Devs ind. Microbiol. 8: 187-197

AGRELL, I. & B. KJELLBERG (1965): A comparative analysis of the isozyme pattern of dehydrogenases. - Comp. Biochem. Physiol., 16: 515-521

AKHTAR, A., HANSEN, A. & K.H. KÄRCHER (1968): Anwendung der Disk-Elektrophorese zur Trennung der Isoenzyme der Alkalischen Phosphatase. - Z. klin. Chem klin. Biochem, 6: 334-337

ALIKHAN, M.A. & O.L. LYSENKO (1972): Electrophoretic studies on the haemolymph proteins in Porcellio laevis Latreille (Porcellionidae, Isopoda): comparison of the patterns obtained on cellulose acetate and polyacrylamide gel. - Curr. Sci., 41: 834-835

ALIKHAN, M.A. & O. LYSENKO (1973): Polyacrylamide gel electrophoresis of the haemolymph proteins in Porcellio laevis Latreille (Porcellionidae, Isopoda): Effect of age and imposed fasting. - Comp. Biochem. Physiol., 45 B: 539-548

ALIKHAN, M.A., JAZDZEWSKI, K. & R. GONDKO (1974): Ecological implications of haemolymph protein patterns on some amphipod and isopod species. - Curr. Sci., 43: 136-139

ALLEN, J.M. & R.L. HUNTER (1960): A histochemical study of enzymes in the epididymis of normal, castrated and hormone replaced castrated mice separated by zone electrophoresis in starch gels. - J. Histochem. Cytochem., 8: 50-57

ALLEN, R.C., POPP, R.A. & D.J. MOORE (1965): Separation and relative quantitation of mouse plasma esterases with disc electrophoresis. - J. Histochem. Cytochem., 13: 249-254

ALLEN, S.L. (1961): Genetic control of the esterases in the Protozoan Tetrahymena pyriformis. - Ann. N. Y. Acad. Sci., 94: 753-773

ALLEN, S.L. (1965): Genetical control of enzymes in Tetrahymena. - Brookhaven Symp. Biol., 18: 27-54

ALLEN, S.L. (1968): Genetic and epigenetic control of several isozymic systems in Tetrahymena. - Ann. N. Y. Acad. Sci., 151: 190-207

ALLISON, A.C. (1964): Polymorphism and natural selection in human populations. - Cold Spring Harb. Symp. quant. Biol., 24: 137-149

AMIET, J.-L. (1968): Variabilité, extension et synécologie de l'entomocénose à Abax ater contractus (Abacetum contracti) dans les Alpes-Maritimes. - Vie et Milieu, Sér. C, 19: 437-450

AMINOFF, D., AUSTRINS, M. & S.P. ZOLFAGHARI (1971): Plasma alkaline phosphatase isozymes: Isolation and characterization of isozymes. - Biochim. Biophys. Acta, 242: 108-122

AUGUSTINSSON, K.-B. (1958): Electrophoretic separation and classification of blood plasma esterases. - Nature, 181: 1786-1789

AVISE, J.C., SMITH, M.H. & R.K. SELANDER (1974): Biochemical polymorphism and systematics in the genus Peromyscus. VI. The boylii species group. - J. Mammal., 55: 751-763

AVISE, J.C., SMITH, M.H., SELANDER, R.K., LAWLOR, T.E. & P.R. RAMSEY (1974): Biochemical polymorphism and systematics in the genus Peromyscus. V. insular and mainland species of the subgenus Haplomylomys. - Syst. Zool., 23: 226-238

AYALA, F.J., POWELL, J.R. & T. DOBZHANSKY (1971): Polymorphisms in continental and island populations of Drosophila willistoni. - Prov. Nat. Acad. Sci., 68: 2480-2483

AYALA, F.J. & J.R. POWELL (1972): Allozymes as diagnostic characters of sibling species of Drosophila. - Proc. Nat. Acad. Sci., 69: 1094-1096

AYALA, F.J., J.R. POWELL, TRACEY, M.L., MOURÃO, C.A. & S. PEREZ-SALAS (1972): Enzyme variability in the Drosophila willistoni group. IV. Genic variation in natural populations of Drosophila willistoni. - Genetics, 70: 113-139

AYALA, F.J., POWELL, J.R. & M.L. TRACEY (1972): Enzyme variability in the Drosophila willistoni group. V. Genic variation in natural populations of Drosophila equinoxialis. - Genet. Res., 20: 19-42

BAILEY, T.G. (1971): Haemolymph proteins of the slug Agriolimax reticulatus. - Comp. Biochem. Physiol., 40 B: 699-707

BAKAY, B. & W.L. NYHAN (1969): An improved technique for the separation of glucose 6-phosphate dehydrogenase isoenzymes ba disc elektrophoresis on polyacrylamide gel. - Biochem. Genet., 3: 571-582

BALDWIN, J. & P.W. HOCHACHKA (1970): Functional significance of isoenzymes in thermal acclimatization. Acetylcholinesterase from trout brain. - Biochem. J., 116: 883-887

BARRON, K.D., BERNSOHN, J.I. & A. HESS (1961): Starch gel electrophoresis of brain esterases. - J. Histochem. Cytochem., 9: 656-660

BARTELS, H. (1971a): Isoenzyme und ihre Bedeutung für Forstpflanzenzüchtung und -genetik. - Allgem. Forstz., 26: 50-52

BARTELS, H. (1971b): Genetic control of multiple esterases from needles and macrogametophytes. - Planta, 99: 283-289

BEARDMORE, J.A. & L. LEVINE (1963): Fitness and environmental variation. 1. A study of some polymorphic populations of Drosophila pseudoobscura. - Evolution, 17: 121-129

BECKENDORF, G.W. & W.P. STEPHEN (1970): The effect of aging on the multiple molecular esterase forms taken from tissues of Periplaneta americana (L). - Biochim. Biophys. Acta, 201: 101-108

BECKMAN, L. & F.M. JOHNSON (1964): Esterase variations in Drosophila melanogaster. - Hereditas, 51: 212-220

BENNETT, J. & K.J. SCOTT (1971): Quantitative staining of fraction I protein in polyacrylamide gels using Coomassie Brillant Blue. - Anal. Biochem., 43: 173-182

BERGMANN, F. (1971): Genetische Untersuchungen bei Picea abies mit Hilfe der Isoenzym-Identifizierung. I. Möglichkeiten für genetische Zertifizierung von Forstsaatgut. - Allgem. Forst Jagdz., 142: 278-280

BERGMANN, F. (1973a): Genetische Untersuchungen bei Picea abies mit Hilfe der Isoenzym-Identifizierung. II. Genetische Kontrolle von Esterase- und Leucinaminopeptidase-Isoenzymen im haploiden Endosperm ruhender Samen. - Theoret. Appl. Genetics, 43: 222-225

BERGMANN, F. (1973b): Genetische Untersuchungen bei Picea abies mit Hilfe der Isoenzym-Identifizierung. III. Geographische Variation an 2 Esterase- und 2 Leucin-aminopeptidase-Loci in der schwedischen Fichtenpopulation. - Silvae Genetica, 22: 63-66

BERGMANN, F. (1975a): Herkunfts-Identifizierung von Forstsaatgut auf der Basis von Isoenzym-Genhäufigkeiten. - Allgem. Forst Jagdz., 146: 191-195

BERGMANN, F. (1975b): Adaptive acid phosphatase polymorphism in Conifer seeds. - Silvae Genetica, 24: 175-177

BIRDSALL, D.A., REDFIELD, J.A. & D.G. CAMERON (1970): White bands on starch gels stained for esterase activity: A new polymorphism. - Biochem. Genet., 4: 655-658

BLUMENTHAL, C.L. & H. NÜSSLER (1967): Carabus (Mesocarabus) problematicus Herbst in Mitteleuropa (Coleoptera, Carabidae). Verbreitung und taxonomische Bewertung. - Mitt. Münch. Ent. Ges., 57: 54-82

BOEHM, L.G. & M.R. IRWIN (1970): Genetic polymorphisms of esterase isozymes of the plasma in two species of doves, their hybrids, and backcross hybrids, and in other species of Columbidae. - Comp. Biochem. Physiol., 32: 377-386

BOUIX, G. (1965): Garnitures chromosomiques de cinq espèces de Carabidae (Coléoptères). - Arch. Zool. Exp. Gén., 106: 671-692

BOYD, J.B. & H.K. MITCHELL (1965): Identification of Desoxyribonucleases in Polyacrylamide gel following their separation by disc elektrophoresis. - Anal. Biochem., 13: 28-42

BRAEND, M. (1965): Nomenclature of polymorphic protein systems. - Nature, 206: 1067

BREUNING, S. (1932-1936): Monographie der Gattung Carabus L. - Best.-tabellen d. europ. Coleopteren, 104-110: 1-1610

BREWER, J.M. & R.B. ASHWORTH (1969): Disc Electrophoresis. - J. chem. Educ., 46: 41-45

BREWER, J.M., PESCE, A.J. & R.B. ASHWORTH (1974): Experimental techniques in biochemistry. - Prentice-Hall, Inc.

BREZNER, J. & W.R. ENNS (1958): Prelliminary studies utilizing paper electrophoresis as a tool in insect systematics. - J. Kansas Ent. Soc., 31: 241-246

BRIEGEL, H. & T.A. FREYVOGEL (1973): Non-specific esterases in several organs of Aedes aegypti during female adult life. - Comp. Biochem. Physiol., 44 B: 371-380

BRYANT, E.H. (1974a): On the adaptive significance of enzyme polymorphisms in relation to environmental variability. - Am. Nat., 108: 1-19

BRYANT, E.H. (1974b): An addendum on the statistical relationship between enzyme polymorphisms and environmental variability, 108: 698-701

BURNS, J.M. & F.M. JOHNSON (1967): Esterase polymorphism in natural populations of a Sulfur Butterfly, Colias eurytheme. - Science, 156: 93-96

BURNS, J.M. (1970): Highly polymorphic butterfly esterases . - Isozyme Bulletin, 3: 49-50

BURNS, J.M. & F.M. JOHNSON (1971): Esterase polymorphism in the butterfly Hemiargus isola: stability in a variable environment. - Proc. Nat. Acad. Sci., 68: 34-37

CASE, S.M. & M.H. WAKE (1975): Electrophoretic patterns of certain proteins in Caecilians (Amphibia: Gymnophiona). - Comp. Biochem. Phys., 52 B: 473-476

CHAMPION, M.J. & G.S. WHITT (1976): Differential gene expression in multilocus isozyme systems of the developing green sunfish. - J. exptl. Zool., 196: 263-281

CHIPPENDALE, G.M. & B.A. KILBY (1969): Relationship between the proteins of the haemolymph and fast body during development of Pieris brassicae. - J. Insect. Physiol., 15: 905-926

CHRAMBACH, A., REISFELD, R.A., WYCKOFF, M. & J. ZACCARI (1967): A procedure for rapid and sensitive staining of protein fractionated by polyacrylamide gel electrophoresis. - Anal. Biochem., 20: 150-154

CHRAMBACH, A. & D. RODBARD (1972): Polymerization of polyacrylamide gels: Efficiency and reproducibility as a function of catalyst concentrations. - Separ. Sci., 7: 663-703

COLES, G.C. (1970): A comparison of some isoenzymes of Schistosoma mansoni and S. haematobium. - Comp. Biochem. Physiol., 33: 549-558

COLLINS, W.J. & A.J. FORGASH (1968): Acrylamide gel electrophoresis of horsefly esterases. - J. Insect Phys., 14: 1515-1523

CLEMENTS, A.N. (1967): A study of soluble esterases in Pieris brassicae (Lepidoptera). - J. Insect Phys., 13: 1021-1030

COURTRIGHT, J.B., R.B. IMBERSKI & H. URSPRUNG (1966): The genetic control of alcohol dehydrogenase and octanol dehydrogenase isozymes in Drosophila. - Genetics, 54: 1251-1260

DARGEL, R. (1977): Biochemische Genetik, Proteinbiosynthese. - Lehrprogramme der funktionellen Biochemie, Teil 5, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart-New York

DAVIS, B.J. & L. ORNSTEIN (1959): A new high resolution electrophoresis method. - Vortrag vor der Society for the Study of Blood at the N. Y. Acad. Med.

DAVIS, B.J. (1964): Disc Electrophoresis - II. Method and application to human serum proteins. - Ann. N. Y. Acad. Sci., 121: 404-427

DAY, T.H. (1972): Variation in the lens proteins among species of rodents. - Comp. Biochem. Physiol., 43 B: 1019-1027

DAY, T.H. & R.M. CLAYTON (1972): Multiple changes in lens proteinscomposition associated with the Cat^{Fr} gene in the mouse. - Genet. Res. Camb., 19: 241-249

DEAKIN, M.A.B. (1966): Sufficient conditions for genetic polymorphism. - Am. Nat., 100: 690-692

DEGRAEF, F. & A. VAN AERT (1971): Acrylamide-gel "disc" electroforese. - Industrie chim. belge, 36: 679-688

DESBOROUGH, S. & S.J. PELOQUIN (1966): Disc electrophoresis of tuber proteins from Solanum species and interspecific hybrids. - Phytochemistry, 5: 727-733

DESBOROUGH, S. & S.J. PELOQUIN (1967): Esterase isozymes from Solanum tubers. - Phytochemistry, 6: 989-994

DESSAUER, H.C. & POUGH, H. (1975): Geographic variations of blood proteins and the systematics of kingsnakes (Lampropeltis getulus). - Comp. Biochem. Phys., 50 B: 9-12

DOANE, W.W. (1967): Quantitation of Amylases in Drosophila separated by acrylamide gel electrophoresis. - J. Exptl. Zool., 164: 363-377

DOBROWOLLSKA, A. (1975): Electrophoretic pattern of proteins and glycoprotéins in the blood serum of common voles in relation to the season and physiological activity. - Acta theriol., 20: 435-441

DOYLE, D. & H. LAUFER (1969): Sources of larval salivary gland secretion in the dipteran Chironomus tentans. - J. Cell Biol., 40: 61-78

DRAWERT, F. & A. GÖRG (1972): Vergleichende Untersuchung pflanzlicher Proteine mit der Disk-Elektrophorese und der isoelektrischen Fokussierung in Polyacrylamid-Gelen. - Chromatographia, 5: 268-273

DRILHON, A. & R.G. BUSNEL (1945): Recherches sur les phospatases d'insectes. - Bull. Soc. Chim. biol., 27: 415-418

EGUCHI, M., YOSHITAKE, N. & H. KAI (1965): Types and inheritance of blood esterases in the silkworm, Bombyx mori. - Jap. J. Genet., 40: 15-19

EGUCHI, H. & T. MATSUI (1969): Relationship between genome constitution and esterase composition in Brassica. - J. Fac. Agr., Kyushu Iniv., 15: 331-344

EMANUELLI, G., PILLERI, G., CONGIU, P. & V. PALOMBA (1970): Emploi de la disc-électrophorèse pour la détermination des isoenzymes de la lacticodéshydrogénase et de la malicodéshydrogénase. - Schweiz. Med. Wochenschr., 100: 1026-1028

EMMEL, T.C. (1976): Population biology. - Harper & Row Publishers

FARRAR, W.W. & F.M. BUSH (1969): Isoenzyme structure and pyruvate inhibition of lactate dehydrogenase of ventricle, pectoralis muscle and cerebrum, and total LDH activity of cerebrum during morphogenesis of the house sparrow, Passer domesticus. - Comp. Biochem. Phys., 29: 89-108

FERGUSON, A. (1971): Geographic and species variation in transferrin and ovotransferrin polymorphism in the Columbidae. - Comp. Biochem. Physiol., 38 B: 477-486

FERGUSON, A. & D.R. BAMFORD (1973): An electrophoretic study of the plasma and egg white proteins of Columba and Streptopelia. - Comp. Biochem. Physiol., 44 B: 803-817

FISHBEIN, W.N. (1972): Quantitative densitometry of 1-50 µg protein in acrylamide gel slabs with Coomassie Blue. - Anal. Biochem., 46: 388-401

FOOTE, R. & J.A. MACMAHON (1977): Electrophoretic studies of rattlesnakes (Crotalus & Sistrurus) venom: taxonomic implications. - Comp. Biochem. Physiol., 57 B: 235-241

FORD, H.A., EWING, A.W. & D.T. PARKIN (1974): Blood proteins in Darwin's finches. - Comp. Biochem. Physiol., 47 B: 369-375

FOWLKS, W.L., GINGRICH, R.E. & R.B. ELDRIDGE (1964): The isolation and characterization of another isozyme, lactic dehydrogenase of the lens. - Invest. Ophthalmology, 3: 171-181

FOX, F.R. & R.R. MILLS (1969): Changes in haemolymph and cuticle proteins during the moulting process in the American cockroach. - Comp. Biochem. Physiol., 29: 1187-1195

FRELINGER, J.A. & J.F. CROW (1973): Transferrin polymorphism and Hardy-Weinberg ratios. - Am. Nat., 107: 314-317

FREUDE, H., HARDE, K.W. & G.A. LOHSE (1976): Die Käfer Mitteleuropas, Band 2 adephaga 1. - Goecke & Evers, Krefeld

FRYDENBERG, O., MØLLER, D., NAEVDAL, G. & K. SICK (1965): Haemoglobin polymorphism in Norwegian cod populations. - Hereditas, 53: 257-271

GALLIEN, C.L., CHALUMEAU-LE-FOULGOC, M.T. & J.M. FINE (1970): Comparative study of serum proteins in four dolphin species. - Comp. Biochem. Physiol., 37: 375-385

GILLESPIE, J.G. & K.-I. KOJIMA (1968): The degree of polymorphisms in enzymes involved in energy production compared to that in nonspecific enzymes in two Drosophila ananassae populations. - Proc. Nat. Acad. Sci., 61: 582-585

GILLIAM, M. & K.K. JACKSON (1972): Enzymes in honey bee (Apis mellifera) hemolymph. - Comp. Biochem. Physiol., 42 B: 423-427

GLICK, B. (1973): Esterases of chicken serum located on an acrylamide gel. - Comp. Biochem. Physiol., 45 B: 109-111

GOLDBERG, E. (1963): Lactic and malic dehydrogenase in human spermatozoa. - Science, 139: 602-603

GOLDBERG, E. & J.N. CATHER (1963): Molecular heterogeneity of lactic dehydrogenase during development of the snail Argobuccinum oregonense Redfield. - J. Cell. Comp. Physiol., 61: 31-37

GOLDBERG, E. (1966): Lactate dehydrogenase of trout: hybridization in vivo and in vitro. - Science, 151: 1091-1093

GOMORI, G. (1952): The histochemistry of esterases. - Int. Rev. Cytol., 1: 323-335

GORMAN, G.C. & H.C. DESSAUER (1966): The relationships of Anolis of the Roquet species group (Sauria : Iguanidae) - I. Electrophoretic comparison of blood proteins. - Comp. Biochem. Physiol., 19: 845-853

GRAF, G., GUTTMAN, S. & G. BARRETT (1976): The effects of an insecticide stress on genetic composition and population of feral Mus musculus. - Comp. Biochem. Physiol, 55 C: 103-110

GUTTMAN, S.I. (1967): Transferrin and hemoglobin polymorphism, hybridization and introgression in two African toads, Bufo regularis and Bufo rangeri. - Comp. Biochem. Physiol, 23: 871-877

GUTTMAN, S.I. (1970a): Hemoglobin electrophoresis and relationships within the lizard genus Sceloporus (Sauria: Iguanidae).- Comp. Biochem. Physiol., 34: 563-583

GUTTMAN, S.I. (1970b): An electrophoretic study of the sand lizards, Callisaurus, Cophosaurus, Holbrookia and Uma. - Comp. Biochem. Physiol., 34: 569-574

GUTTMAN, S.I. (1971): An electrophoretic analysis of the hemoglobins of Old and New World lizards. - J. Herpet., 5: 11-16

GUTTMAN, S.I. (1975): Genetic variation in the genus Bufo II. Isozymes in Northern allopatric populations of the American toad, Bufo americanus. - Isozymes, IV Genetics and Evolution, Acad. Press.

GUTTMAN, S.I. & K.G. WILSON (1973): Genetic variation in the genus Bufo. I. An extreme degree of transferrin and albumin polymorphism in a population of the American toad (Bufo americanus). - Biochem. Genet., 8: 329-340

HAITES, N., DON, M. & C.J. MASTERS (1972): Heterogeneity and molecular weight inter-relationships of the esterase isoenzymes of several invertebrate species. - Comp. Biochem. Physiol., 42 B: 303-332

HALL, J.G. & S.Y. FENG (1976): Esterase heterogeneity in the oyster drill, Urosalpinx cinerea Say. - Comp. Biochem. Physiol., 55 B: 331-336

HANSL, R. (1964): Review of some new applications for disc electrophoresis and of the criteria for quantitative densitometry. - Ann. N. Y. Acad. Sci., 121: 391-403

HARDWICK, R.C. & J.T. WOOD (1972): Regression methods for studying genotype-environment interactions. - Heredity, 28: 209-222

HARRIS, H., HOPKINSON, D.A. & J. LUFFMAN (1968): Enzyme diversity in human populations. - Ann. N. Y. Acad. Sci., 151: 232-242

HARRIS, H. (1969): Enzyme and protein polymorphism in human populations. - Brit. Med. Bull., 25: 5-13

HARRIS, J.G. (1974): Electrophoretic patterns of blood serum proteins of the cyrpinid fish, Leuciscus. - Comp. Biochem. Physiol., 48 B: 389-399

HAYES, D.K., MENSING, E. & M.S. SCHECHTER (1970): Electrophoretic patterns of proteins in hemolymph obteined from the adult Madeira cockroach, Leucophaea maderae (F.), during a twenty-four hour period. - Comp. Biochem. Physiol., 34: 723-737

HAYES, D.K., SCHECHTER, M.S. & D.B. WASH (1970): Disc electrophoresis as a micropreparative technique for hemolymph and soluble tissue proteins. - Ann. ent. Soc. Am., 63: 1092-1095

HEBERT, P.D.N., WARD, R.D. & J.B. GIBSON (1972): Natural selection for enzyme variants among parthenogenetic Daphnia magna. - Genet. Res., 19: 173-176

HENNIG, W., HOPPE, H.H. & S. KAIFIE (1968): Die elektrophoretische Bestimmung der sauren Erythrozytenphosphatasegruppen mit Polyacrylamid-Gel. - Aerztl. Lab., 14: 273-278

HJERTEN, S. (1963): Molecular-sieve electrophoresis in cross-linked polyacrylamide gels. - J. Chromatog., 11: 66-70

HODGINS, H.O., AMES, W.E. & F.M. UTTER (1969): Variants of lactate dehydrogenase isozymes in sera of Sockeye Salmon (Oncorhynchus nerka). - J. Fish. Res. Bd. Canada, 26: 15-19

HOLMES, R.S. & C.J. MASTERS (1968): A comparative study of the multiplicity of mammalian esterases. - Biochim. Biophys. Acta, 151: 147-158

HORI, S.H. & T. KAWAMURA (1968): Multiple forms of dehydrogenases in the rat as revealed by disc electrophoresis. - Acta Histochem. Cytochem., 1: 95-104

HRDY, D.B., BARNICOT, N.A. & C.A. ALPER (1975): Protein polymorphism in the Hanuman Langur (Presbytis entellis). - Folia Primatologica, 24: 173-187

HUBBY, J.L. & R.C. LEWONTIN (1966): A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. I. The number of alleles at different loci in Drosophila pseudoobscura. - Genetics, 54: 577-594

HUBBY, J.L. & L.H. THROCKMORTON (1965): Protein differences in Drosophila. II. Comparative species genetics and evolutionary problems. - Genetics, 52: 203-215

HUBBY, J.L. & L.H. THROCKMORTON (1968): Protein Differences in Drosophila. IV. A study of sibling species. - Am. Nat., 102: 193-205

HUDSON, A. (1966): Proteins in the haemolymph and other tissues of the developing Tomato Hornworm, Protoparce quinquemaculata HAWORTH. - Can. J. Zool., 44: 541-555

HUNTER, R.L., ROCHA, J.T., PFRAENDER, A.R. & D.C. DE JONG (1964): The impact of gel electrophoresis upon our understanding of the esterases. - Ann. N. Y. Acad. Sci., 121: 532-543

HYSLOP, N.S.G. (1972): Application of an improved system of electrophoretic in acrylamide gel to studies on the sera of different species. - J. Clin. Pathol., 25: 508-511

JELNES, J.E. (1971): The genetics of three isoenzyme systems in Ephestia kuehniella Z. - Hereditas, 69: 138-140

JELNES, J.E. (1974): Genetics of three isoenzyme systems in Aricia artaxerxes F. (Lep., Rhopalocera). - Hereditas, 76: 79-82

JELNES, J.E. (1975a): Isoenzyme heterogeneity in Danish populations of Aricia artaxerxes (Lepidoptera). - Hereditas, 79: 47-52

JELNES, J.E. (1975b): Isoenzyme heterogeneity in Danish populations of Aricia agestis (Lepidoptera). - Hereditas, 79: 53-60

JELNES, J.E. (1975c): A comparative electrophoretic study on Danish species of Aricia (Lepidoptera). - Hereditas, 79: 61-66

JELNES, J.E. (1975d): Electrophoretic studies on two sibling species Thera variata and Thera obeliscata (Lepidoptera, Geometridae) with special reference to phosphoglucomutase and phosphoglucose isomerase. - Hereditas, 79: 67-72

JOHNSON, A.G. & F.M. UTTER (1973): Electrophoretic variants of aspartate aminotransferase of the bay mussel Mytilus edulis. - Comp. Biochem. Physiol., 44 B: 317-323

JOHNSON, A.G., UTTER, F.M. & H.O. HODGINS (1973): Estimate of genetic polymorphism and heterozygosity in three species of rockfish (Genus Sebastes). - Comp. Biochem. Physiol., 44 B: 397-406

JOHNSON, F.M. & C. DENNISTON (1964): Genetic variation of alcohol dehydrogenase in Drosophila melanogaster. - Nature, 204: 906-907

JOHNSON, F.M. & J.M. BURNS (1966): Electrophoretic variation in esterases of Colias eurytheme (Pieridae). - J. Lep. Soc., 20: 207-211

JOHNSON, F.M., KANAPI, C.G., RICHARDSON, R.H., WHEELER, M.R. & W.S. STONE (1966): An operational classification of Drosophila esterases for species comparison. - Univ. Texas Publ., 6615: 517-532

JOHNSON, F.M. & S. BEALLE (1968): Isozyme variability in specis of the genus Drosophila. V. Ejaculatory bulb esterases in Drosophila phylogeny. - Biochem. Genet., 2: 1-18

JOHNSON, F.M., SCHAFFER, H.E., GILLASPY, J.E. & E.S. ROCKWOOD (1969): Isozyme genotype-environment relationships in natural populations of the harvester ant, Pogonomyrmex barbatus, from Texas. - Biochem. Genet., 3: 429-450

JOHNSON, O.W. & W.P. STEPHEN (1964): Phyletic significance of some insect muscle pherograms. - Nature, 203: 207-209

JOHNSON, W.E. & R.K. SELANDER (1971): Protein variation and systematics in kangaroo rats (Genus Dipodomys). - Syst. Zool., 20: 377-405

KAMBYSELLIS, M.P., JOHNSON, F.M. & R.H. RICHARDSON (1968): Isozyme Variability in species of the genus Drosophila. IV. Distribution of the esterases in the body tissues of D. aldrichi and D. mulleri adults. - Biochem. Genet., 1: 249-265

KANAPI, C.G. & M.R. WHEELER (1970): Comparative isozyme patterns in three species of the Drosophila nasuta complex. - Texas Rep. Biol. Med., 28: 261-278

KAPLAN, N.O., CIOTTI, M.M., HAMOLSKY, M. & R.E. BIEBER (1960): Molecular heterogeneity and evolution of enzymes. - Science, 131: 392-397

KENT, J.D. & R.G. HART (1976): The effect of temperature and photoperiod on isozyme induction in selected tissues of the Creek Chub Semotilus atromaculatus. - Comp. Biochem. Physiol., 54 B: 77-80

KIMURA, M. & J.F. CROW (1964): The number of alleles that can be maintained in a finite population. - Genetics, 49: 725-738

KOEHLER, H. (1977): Nahrungsspektrum und Nahrungskonnex von Pterostichus oblongopunctatus (F.) und Pterostichus metallicus (F.) (Coleoptera, Carabidae). - Verh. Ges. Ökologie Göttingen 1976: 103-111

KOEHN, R.K. & D.I. RASMUSSEN (1967): Polymorphic and monomorphic serum esterase heterogeneity in catostomid fish populations. - Biochem. Genet., 1: 131-144

KOEHN, R.K. (1968): The component of selection in the maintenance of a serum esterase polymorphism. - Proc. 12th int. Congr. Genet., 1: 227

KOEHN, R.K. (1969a): Esterase heterogeneity: Dynamics of a polymorphism. - Science, 163: 943-944

KOEHN, R.K. (1969b): Hemoglobins of fishes of the genus Catostomus in Western North America. - Copeia, 1: 21-30

KOEHN, R.K. (1971): Biochemical polymorphism: A population strategy. - Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer., 161: 147-153

KOEHN, R.K. & J.B. MITTON (1972): Population genetics od marine Pelecypods. I. Ecological heterogeneity and evolutionary strategy at an enzyme locus. - Am. Nat., 106: 47-56

KOJIMA, K.-I. & S.L. HUANG (1972): Effects of population density on the frequency-dependent selection in the esterase-6-locus of Drosophila melanogaster. - Evolution, 26: 313-321

KRAUS, A-O. & C.L. NEELY (1964): Human erythrocyte lactate dehydrogenase: Four genetically determined variants. - Science, 145: 595-597

KUBICZ, A. & H. GAŁUSZKA (1971): Polyacrylamide gel electrophoresis of proteins and the acid phosphatase isoenzymes from hemolymphs of the honey bees, Apis mellifera L. - Zoologica Pol., 21: 51-57

LAKOVAARA, S., SAURA, A. & C.T. FALK (1972): Genetic distance and evolutionary relationships on the Drosophila obscura group. - Evolution, 26: 177-184

LAMY, J., GOYFFON, M., SASSE, M. & M. VACHON (1971): L'électrophorèse des proteines de l'hémolymphe en gel de polyacrylamide, premier critère biochimique pour l'identification des scorpions. - Biochimie, 53: 249-251

LATTIN, G. DE (1967): Grundriß der Zoogeographie. - Gustav Fischer Verlag, Stuttgart

LAUER, B.H. & B.E. BAKER (1972): Polyacrylamide-gel disc electrophoresis of caseins isolated from milks of different species. - Comp. Biochem. Physiol., 42 B: 323-328

LAUFER, H. (1960): Blood proteins in insect development. - Ann. N. Y. Acad. Sci., 89: 490-515

LAUFER, H. (1961): Forms of enzymes in insect development. - Ann. N. Y. Acad. Sci., 94: 825-835

LAUTERBACH, A.-W. (1964): Verbreitungs- und aktivitätsbestimmende Faktoren bei Carabiden in sauerländischen Wäldern. - Abh. Landesmus. Naturk. Münster, 26: 1-103

LAWRENCE, S.H., MELNICK, P.J. & H.E. WEIMER (1960): A species comparison of serum proteins and enzymes by starch gel electrophoresis. - Proc. Soc. Exptl. Biol. Med., 105: 572-575

LEIBENGUTH, F. (1972): Polymorphismus und Aktivitätsregulation der Esterase-2 bei Ephestia kühniella. - Molec. Gen. Genet., 116: 166-176

LENSKY, Y. (1971a): Haemolymph proteins of the honey bee - I. Separation and characterization of haemolymph proteins of worker larvae. - Comp. Biochem. Physiol., 38 B: 129-139

LENSKY, Y. (1971b): Haemolymph proteins of the honey bee - II. Differentiation during the development of bee workers. - Comp. Biochem. Physiol., 39 B: 335-341

LEVENE, H. (1949): On a matching problem arising in genetics. - Ann. Math. Statist., 20: 91-94

LEVINS, R. & R. MACARTHUR (1966): The maintenance of genetic polymorphism in a spatially heterogeneous environment: variations on a theme by HOWARD LEVENE. - Am. Nat., 100: 585-589

LEVINS, R. (1968): Evolution in changing environment. - Princeton Univ. Press, Princeton

LEWONTIN, R.C. & J.L. HUBBY (1966): A molecular approach to the study of genic heterozygosty in natural populations. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of Drosophila pseudoobscura. - Genetics, 54: 595-609

LOUGHTON, B.G. & A.S. WEST (1965): The development and distribution of haemolymph proteins in Lepidoptera. - J. Insect Physiol., 11: 919-932

LUSH, I.E. (1970): Lactate dehydrogenase isoenzymes and their genetic variation in coalfish (Gadus vireus) and cod (Gadus morrhua). - Comp. Biochem. Physiol., 32: 23-32

MACCABE, M.M. & D.M. DEAN (1970): Esterase polymorphisms in the skipjack tuna Katsuwonus pelamis. - Comp. Biochem. Physiol., 34: 671-681

MAC INTYRE, R. (1966): The genetics of an acid phosphatase in Drosophila melanogaster and Drosophila simulans. - Genetics, 53: 461-474

MAC INTYRE, R. (1971): A method for measuring activities of acid phosphatases separated by acrylamide gel electrophoresis. - Biochem. Genet., 5: 45-56

McKENZIE, J.A. (1973): Comparative electrophoresis of tissues from blueback herring Alosa aestivalis and Gaspareau A. pseudoharengus. - Comp. Biochem. Physiol., 44 B: 65-68

McKENZIE, J.A. (1975): Retina-specific LDH isozyme in blue-back herring Alosa aestivalis, and alewife, A. pseudoharengus. - Anim. Blood Grps. biochem. Genet., 6: 245-247

McKENZIE, J.A. & C. MARTIN (1975): Transferrin polymorphism in blueback herring, Alosa aestivalis. - Can. J. Zool., 53: 1479-1482

MANWELL, C. (1966): Metamorphosis and gene action - I. Electrophoresis of dehydrogenases, esterases, phosphatases, hemoglobins and other soluble proteins of tadpole and adult bullfrogs, - Comp. Biochem. Physiol., 17: 805-823

MANWELL, C. & C.V. SCHLESINGER (1966): Polymorphism of turtle hemoglobin and geographical differences in the frequency of variants of Chrysemys picta "slow" hemoglobin - an example of "temperature anti-adaptation"? Comp. Biochem. Physiol., 18: 627-637

MAREK, M. (1969): In vitro synthesis of "injury protein" and a "companion protein" in organs of prepupa of Galleria mellonella. - Comp. Biochem. Physiol., 29: 1231-1237

MARKERT, C.L. & F.M. MØLLER (1959): Multiple forms of enzymes: tissue, ontogenetic, and species specific patterns. - Proc. Nat. Acad. Sci., 45: 753-763

MARTY, R. & J.-P. ZALTA (1966): Analyse électrophorétique en gel d'acrylamide des protéines de Gryllus campestris L. (Orthoptères, Gryllides). - C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Sér. D, 263: 180-182

MARTY, R. & J.-P. ZALTA (1967): Variations intraspécifiques qualitatives et quantitatives des protéines de l'hémolymphe de Cophopodisma pyrenaae (Orthoptère, Catantopidae) en fonction des aires biogéographiques. - C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Sér. D, 264: 643-646

MARVIN, K.T. & C.W. CAILLOUET (1976): Phosphoglucomutase polymorphism in White Shrimp, Penaeus setiferus. - Comp. Biochem. Physiol., 53 B: 127-131

MAURER, H.R. (1968): Disk Elektrophorese. - Med.-Markt Acta Medicotechnica, 16: 136 und 139

MAURER, H.R. (1971a): Disc electrophoresis and related techniques of polyacrylamide gel electrophoresis. - Walter de Gruyter, Berlin/New York

MAURER, H.R. (1971b): Basic principles of polyacrylamide gel electrophoresis and some recent advances of the technique. - Ann. Biol. Clin., 29: 205-210

MAURER, H.R. & R.C. ALLEN (1972a): Polyacrylamide gel electrophoresis in clinical chemistry: Problems of standardization and performance. - Clin. Chim Acta, 40: 359-370

MAURER, H.R. & R.C. ALLEN (1972b): Useful buffer and gel systems for polyacrylamide gel electrophoresis. - Z. Clin. Chem. Clin. Biochem., 10: 220-225

MEJNARTOWICS, L. & F. BERGMANN (1975): Genetic studies on European larch (Larix decidua Mill.) employing isoenzyme polymorphisms. - Genetica Pol., 16: 29-35

MENDOZA, C.E. & G.V. HATINA (1971): Comparative starch-gel-electrophoresis of liver esterases from seven species. - Comp. Biochem. Physiol., 39 B: 483-488

MITTELBACH, F., ANTL, W. & K. HAMBURGER (1969): Modifikation der Disc-Elektrophorese zur direkten Gewebselektrophorese von Kryostatschnitten bioptisch gewonnener Gewebeproben. - Z. Klin. Chem. Klin. Biochem., 7: 189-193

MITTELBACH, F. & HAMBURGER (1969): Vergleichende Untersuchungen und enzymatische Zuordnung von Proteinbanden des menschlichen und des Säugetierskelettmuskels mit der direkten Disc-Gewebeselektrophorese. - Z. Ges. Exp. Med., 150: 59-69

MOON, T.W. & P.W. HOCHACHKA (1971): Effect of thermal acclimation on multiple forms of the liver-soluble $NADP^+$-linked isocitrate dehydrogenase in the family Salmonidae. - Comp. Biochem. Physiol., 40 B: 207-213

MORGAN, R.P., NOE, L.A. & C.J. HENNY (1976): Biochemical identification of the mallard, Anas platyrhynchos, and black duck, A. rubipes. - Comp. Biochem. Physiol., 53 B: 499-503

MÜLLER, P. (1976a): Voraussetzungen für die Integration faunistischer Daten in die Landesplanung der Bundesrepublik Deutschland. - Schriftenr. Vegetationsk., 10: 27-47

MÜLLER, P. (1976b): Tiere als Belastungsindikatoren und ökologische Kriterien. - Daten u. Dokumente z. Umweltschutz, 19: 153-171

MÜLLER, P. (1976c): Arealveränderungen von Amphibien und Reptilien in der Bundesrepublik Deutschland. - Schriftenr. Vegetationsk., 10: 269-293

MÜLLER, P. (1977): Biogeographie und Raumbewertung. - Wissensch. Buchges. Darmstadt

MÜLLER, P., KLOMANN, U., NAGEL, P., REIS, H. & A. SCHÄFER (1975): Indikatorwert unterschiedlicher biotischer Diversität im Verdichtungsraum von Saarbrücken. - Verh. Ges. Ökologie, Erlangen 1974, p. 113-128

MÜLLER, P. & H. STEINIGER (1977): Evolutionsgeschwindigkeit, Verbreitung und Verwandtschaft brasilianischer Erdleguane der Gattung Liolaemus (Sauria, Iguanidae). - Mitt. 9: 1-17, Schwerpunkt für Biogeographie der Universität des Saarlandes, Saarbrücken

MUHS, H.-J. (1974): Distinction of douglas-fir provenances peroxidase-isoenzyme-patterns of needles. - Silvae Genetica, 23: 71-76

MURDOCK, E.A., FERGUSON, A. & R. SEED (1975): Geographical variation in leucine aminopeptidase in Mytilus edulis from the Irish coast. - J. Esp. Mar. Biol. Ecol., 19: 33-41

NACHLAS, M.M. & A.M. SELIGMAN (1949): The histochemical demonstration of esterase. - J. natn. Cancer Inst., 9: 415-425

NADLER, C.F., DEUTSCH, L. & D.M. LAY (1976): Isoenzyme comparisons of wild Iranian sheep (Ovis linnaeus). - Comp. Biochem. Physiol., 53 B: 123-125

NASSI, P., CAPPUGI, G., TREVES, G., CANICI, G. & G. RAMPONI (1970): An improved procedure for dehydrogenase disc electrophoresis analysis. - Physiol. Chem. Phys., 2: 127-134

NEI, M. (1971a): Interspecific gene differences and evolutionary time estimated from electrophoretic data on protein identity. - Am. Nat., 105: 385-398

NEI, M. (1971b): Identity of genes and genetic distance between populations. - Genetics, 68: 47

NEI, M. (1972): Genetic distance between populations. - Am. Nat., 106: 283-292

NELSON, C.E. & S.I. GUTTMAN (1973): Serum protein electrophoresis of some Amphibia (Caecilidae, Rhinophrynidae, Microhylidae). - Comp. Biochem. Physiol., 44 B: 423-428

NELSTROP, A.E., TAYLOR, G. & P. COLLARD (1970): Cooperative studies of serum and haemolymph proteins. - Comp. Biochem. Physiol., 35: 191-199

NEVO, E. (1976): Genetic variation in constant environments. - Experientia, 32: 858-859

NIELSEN, G. & J.G. SCANDALIOS (1974): Chromosomal location by use of trisomic and new alleles of an endopeptidase in Zea mays. - Genetics, 77: 679-686

NOBREGA, F.G., MAIA, J.C.C., COLLI, W. & P.H. SALANJA (1970): Heterogeneity of erythrocyte glucose-6-phosphate dehydrogenase activity and electrophoretic patterns among representatives of different classes of vertebrates. - Comp. Biochem. Physiol., 33: 191-199

NYMAN, L. (1967): Protein variations in Salmonidae. - Inst. of Freshwater Res., Drottningham, Report 47: 6-38

NYMAN, L. (1975): Allelic selection in a fish (Gymnocephalus cernua) subjected to hotwater effluents. - Inst. of Freshwater Res., Drottningham, Report 54: 75-82

NYMAN, O.L. & D.H. SHAW (1971): Molecular weight heterogeneity of serum esterases in four species of Salmonid fish. - Comp. Biochem. Physiol., 40 B: 563-566

O'CONNOR, R., ROSENBROOK, W. & E. ERICKSON (1964): Disc Electrophoresis of Hymenoptera venoms and body proteins. - Science, 145: 1320-1321

ODENSE, P.H., LEUNG, T.H., ALLEN, T.H. & E. PARKER (1969): Multiple forms of lactate dehydrogenase in the cod Gadus morhua L. - Biochem. Genet., 3: 317-334

ORNSTEIN, L. (1964): Disc electrophoresis - I. Background and theory. - Ann. N. Y. Acad. Sci., 121: 321-349

PAPPAS, P.W., RODRICK, G.E. & J.R. DIEBOLT (1971): Protein and enzyme variation in Drosophila. - Comp. Biochem. Physiol., 40 B: 1029-1035

PAUL, J. & P. FOTTRELL (1961a): Molecular variation in similar enzymes from different species. - Ann. N.Y. Acad. Sci., 94: 668-677

PAUL, J. & P. FOTTRELL (1961b): Tissue-specific and species-specific esterases. - Biochem. J., 78: 418-424

PAULOV, Š. (1973): Serum and myocardium protein spectra of animals having different activity. - Folia Veter., 17: 3-4

PAULOV, Š. (1974): Muscle protein spectra in golden hamsters and pigeons of two developmental stages. - Acta Vet. BRNO, 43: 19-22

PEREZ, J.E., CERVIGON, F., CEQUEA, H., GONZALEZ, D., PADRON, M. & L. SUBERO (1975): Estudio de las relaciones taxonomicas de algunos generos de la familia Engraulidae (Pisces) basado en caracteres bioquimicos. - Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente, 14: 227-232

PESCH, G. (1972): Isozymes of LDH in the hard clam, Mercenaria mercenaria. - Comp. Biochem. Physiol., 43 B: 33-38

PESCH, G. (1974): Protein polymorphisms in the hard clams Mercenaria mercenaria and Mercenaria campechiensis. - Biol. Bull., 146: 393-403

PETRAS, M.L. (1963): Genetic control of a serum esterase component in Mus musculus. - Proc. Nat. Acad. Sci., 50: 112-116

PIECHOWSKI, J.A. & D.J. McWHINNIE (1977): Amphibian acid phosphatase - III. Electrophoretic analysis of tissue on plasma proteins and acid phosphatase isozymes in Rana pipiens. - Comp. Biochem. Physiol., 56 B: 123-130

PLAGEMANN, P.G.W., GREGORY, K.F. & F. WROBLEWSKI (1960): The electrophoretically distinct forms of mammalian lactic dehydrogenase. I. Distribution of lactic dehydrogenases in rabbit and human tissues. II. Properties and interrelationships of rabbit and human lactic dehydrogenase isozymes. - J. Biol. Chem., 235: 2282-2293

POLUHOWICH, J.J. (1970): An electrophoretic comparison of hemoglobins from American and European eels. - Comp. Biochem. Physiol., 34: 739-743

POULIK, M.D. (1957): Starch gel electrophoresis in a discontinuous system of buffers. - Nature, 180: 1477-1479

POWELL, J.R. (1971): Genetic polymorphisms in varied environments. - Science, 174: 1035-1036

PRAKASH, S. & R.C. LEWONTIN (1968): A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. III. Direct evidence of coadaptation in gene arrangements of Drosophila. - Proc. Nat. Acad. Sci., 59: 398-405

PRIBOR, H.C., KIRKHAM, W.R. & G.E. FELLOWS (1968): Programmed processing and interpretation of protein and lactic dehydrogenase isozyme electrophoretic patterns for computer or for manual use. - Am. J. Clin. Pathol., 50: 67-74

RAINBOTH, W.J. & G.S. WHITT (1974): Analysis of evolutionary relationships among shiners of the subgenus Luxilus (Teleostei, Cypriniformes, Notropis) with the LDH and MDH isozyme systems. - Comp. Biochem. Physiol., 49 B: 241-252

RASMUSON, B. & D. RUDIN (1971): Variations in esterase patterns in needles of Pinus silvestris from provenances in northern Sweden. - Silvae Genetica, 20: 39-41

RASMUSSEN, D.I. & J.N. JENSEN (1971): Serum esterase diversity in mice of the genus Peromyscus. - Comp. Biochem. Physiol., 39 B: 19-24

RAYMOND, S. & L. WEINTRAUB (1959): Acrylamide gel as a supporting medium for zone electrophoresis. - Science, 130: 711

REHAGE, H.-O. (1972): Ökologisches Verbreitungsmuster von Carabiden und Staphiliniden im Stadtholz Wiedenbrück. - Natur u. Heimat, 32: 59-64

REICH, G., HERBESTREIT, G. & J. WINKLER (1966): Elektrophorese in Polyacrylamidgel. - Z. Chem., 6: 401-407

REID, R.G.B. & R.M. DUNNILL (1969): Specific and individual differences in the esterases of members of the genus Macoma (Mollusca : Bivalvia). - Comp. Biochem. Physiol., 29: 601-610

REIS, H. (1975): Populationsmessungen an bodennahen Arthropoden in saarländischen Naturwaldzellen unter besonderer Berücksichtigung der Carabidae (Coleoptera). - Abh. Arbeitsgem. tier- u. pflanzengeogr. Heimatforsch. im Saarland

RÖBER, H. & G. SCHMIDT (1949): Untersuchungen über die räumliche und biotopmäßige Verteilung einheimischer Käfer (Carabidae, Silphidae, Necrophoridae, Geotrupidae). - Natur u. Heimat, 9: 1-19

ROGERS, J.S. (1972): Measures of genetic similarity and genetic distance. - Univ. Texas Publ., 7213: 145-153

RUDDLE, F.H. & T.H. RODERICK (1968): Allelically-determined isozyme polymorphisms in laboratory populations of mice. - Ann. N. Y. Acad. Sci., 151: 531-539

RUTTE, E. (1957): Einführung in die Geologie von Unterfranken. - Naturw. Ver. Würzburg

SAITO, A. (1970): Electrophoretic comparison of soluble pollen proteins of Alnus in relation to inter- and intraspecific identification. - Nippon Ringakkai Shi, 52: 291-195

SAKAI, K.-I., MIYAZADI, Y. & T. MATSUURA (1971): Genetic studies in natural populations of forest trees. I. Genetic variability on the enzymatic level in natural forests of Thujopsis dolabrata. - Silvae Genetica, 20: 168-173

SALKELD, E.H. (1965): Electrophoretic separation and identification of esterases in eggs and young nymphs of the large milkweed bug, Oncopeltus fasciatus (DALLAS). - Can. J. Zool., 43: 593-602

SALLIS, J.D., PARSONS, R.S. & E.R. GUILER (1973): Isolation and some properties of an acid phosphatase from the plasma of the Tasmanian devil Sarcophilus harrisii. - Comp. Biochem. Physiol., 44 B: 971-980

SATTLER, P.W. & S.I. GUTTMAN (1976): An electrophoretic analysis of Thamnophis sirtalis from Western Ohio. - Copeia, 2: 352-356

SAUNDERS, L.H. & J.A. McKENZIE (1971): Comparative electrophoresis of arctic char. - Comp. Biochem. Physiol., 38 B: 487-492

SCANDALIOS, J.G. (1967): Genetic control of alcohol dehydrogenase isozymes in maize. - Biochem. Genet., 1: 1-8

SCANDALIOS, J.G. (1969): Genetic control of multiple molecular forms of enzymes on plants: A review. - Biochem. Genet., 3: 37-79

SCANDALIOS, J.G. & M.A. CAMPEAU (1972): Mutant aminopeptidases in Pisum. II. Nucelar gene control of a mitochondrial isozyme. - Mutation Res., 14: 397-403

SCANDALIOS, J.G., SORENSON, J. C. & L.A. OTT (1975): Genetic control and intracellular localization of glutamate oxaloacetic transaminase in maize. - Biochem. Genet., 13: 759-769

SCHILDKNECHT, H., MASCHWITZ, E. & U. MASCHWITZ (1968): Die Explosionschemie der Bombardierkäfer (Coleoptera, Carabidae). III. Mitt.: Isolierung und Charakterisierung der Explosionskatalysatoren. - Z. Naturf., 23: 1213-1218

SCHMIDT, G.H. & W. SCHWANKL (1975): Changes in haemolymph proteins during the metamorphosis of both sexes and castes of polygynous Formica rufa. - Comp. Biochem. Physiol., 52 B: 365-380

SCHMIEL, C.V. & S.I. GUTTMAN (1974): An electrophoretic analysis of the lens and muscle proteins of selected anurans. - Am. Midland Nat., 91: 148-159

SCHNEIDER, H. (1972): Die naturräumlichen Einheiten auf Blatt 159 Saarbrücken. - Geograph. Landesaufn. 1 : 200 000 Naturräumliche Gliederung Deutschlands

SCHOLL, A. & W. GEIGER (1976): Zum Artproblem bei See- und Bachforellen: ein biochemisch-genetischer Beitrag. - Rev. Suisse Zool., 83: 976-980

SCHWARTZ, D. (1960): Genetic studies on mutant enzymes in maize: synthesis of hybrid enzymes by heterozygotes. - Proc. Nat. Acad. Sci., 46: 1210-1215

SCHWARTZ, D. (1962): Genetic studies on mutant enzymes in maize. II. On the mode of synthesis of the hybrid enzymes. - Proc. Nat. Acad. Sci., 48: 750-756

SELANDER, R. (1970): Behavior and genetic variation in natural populations. - Am. Zool., 10: 53-56

SELANDER, R.K., KAUFMAN, D.W., BAKER, R.J. & S.L. WILLIAMS (1975): Genic and chromosomal differentiation in pocket gophers of the Geomys bursarius group. - Evolution, 28: 557-564

SHARP, G.D. (1973): An electrophoretic study of hemoglobins of some scombroid fishes and related forms. - Comp. Biochem. Physiol., 44 B: 381-388

SHAUGHNESSY, P.D. (1970): Serum proteins of two sibling species of Giant Petrel (Macronectes spp). - Comp. Biochem. Physiol., 33: 721-723

SHAW, C.R. & E. BARTO (1963): Genetic evidence for the subunit structure of lactate dehydrogenase isozymes. - Proc. Nat. Acad. Sci., 50: 211-214

SHAW, C.R. (1969): Isozymes: Classification, frequencies and significance. - Int. Rev. Cytol., 25: 297-332

SHAW, C.R. & R. PRASAD (1970): Starch gel electrophoresis of enzymes - acompilation of recipes. - Biochem. Genet., 4: 297-320

SHEEN, S.J. (1972): Isozymic evidence bearing on the origin of Nicotiana tabacum L. - Evolution, 26: 143-154

SICK, K. (1961): Haemoglobin polymorphism in fishes. - Nature, 192: 894-896

SICK, K. (1965a): Haemoglobin polymorphism of cod in the Baltic and the Danish Belt Sea. - Hereditas, 54: 19-48

SICK, K. (1965b): Haemoglobin polymorphism of cod in the Northern Sea and the North Atlantic Ocean. - Hereditas, 54: 49-69

SIMS, M. (1965): Methods for detection of enzymatic activity after electrophoresis on Polyacrylamide gel in Drosophila species. - Nature, 207: 757-758

SINGER, G. & D.M. NORRIS (1973): Comparative disc-electrophoretic study of different proteinaceous extracts from Periplaneta americana males. - Comp. Biochem. Physiol., 46 B: 43-56

SINGH, R.S. & S.K. JAIN (1971): Population biology of Avena, II. Isoenzyme polymorphisms in populatuons of the Mediterranean region and Central California. - Theoret. Appl. Genetics, 41: 79-84

SMITH, J.K. & E.G. ZIMMERMAN (1976): Biochemical genetics and evolution of North American blackbirds, family Icteridae. - Comp. Biochem. Physiol., 53 B: 319-324

SMITH, J.M. (1970): Genetic polymorphism in a varied environment.- Am. Nat., 104: 487-490

SMITH, S.G. (1950): The cyto-taxonomy of Coleoptera. - Can. Entomologist, 82: 58-68

SOMERO, G.N. & P.W. HOCHACHKA (1971): Biochemical adaptation to the environment. - Am. Zool., 11: 157-165

SPERLICH, D. (1970): Populationsgenetik. - Gustav Fischer Verlag Stuttgart

SPERLICH, D. (1973): Populationsgenetik. Grundlagen und experimentelle Ergebnisse. - Gustav Fischer Verlag, Stuttgart

SPOHN, R.T. & S.I. GUTTMAN (1976): An electrophoretic study of inter- and intrapopulation genetic variation within the Northern fence swift, Sceloporus nudulatus hyacinthus. - Comp. Biochem. Physiol., 55 B: 471-474

SPRAGUE, L.M. (1970): The electrophoretic patterns of skipjack tuna tissue esterases. - Hereditas, 65: 187-190

STEPHEN, W.P. (1961): Phylogenetic significance of blood proteins among some orthopteroid insects. - Syst. Zool., 10: 1-9

STEPHEN, W.P. & I.H. CHELDELIN (1970a): Characterization of soluble esterases from the thoracic muscle of the American cockroach, Periplaneta americana. Biochim. Biophys. Acta, 201: 109-118

STEPHEN, W.P. & I.H. CHELDELIN (1970b): α-glycerophosphate dehydrogenase in the American cockroach and its use as a phenetic tool in cockroaches. - Comp. Biochem. Physiol., 37: 361-373

STEPHEN, W.P. & J.H. CHELDELIN (1973): Phenetic groupings in bees of the tribe Bombini based on the enzyme α-glycerophosphate dehydrogenase. - Biochem. Syst., 1: 69-76

STERN, K. & P.M.A. TIGERSTEDT (1974): Ökologische Genetik. - Gustav Fischer Verlag, Stuttgart

STONE, W.S., WHEELER, M.R., JOHNSON, F.M. & K.-I. KOJIMA (1968): Genetic variation in natural island populations of members of the Drosophila nasuta and Drosophila ananassae subgroups. - Proc. Nat. Acad. Sci., 59: 102-109

STRANEY, D.O., SMITH, M.H., BAKER, R.J. & J.F. GREENBAUM (1976): Biochemical variation and genic similarity of Myotis velifer and Macrotis californicus. - Comp. Biochem. Physiol., 54 B: 243-248

STRAUCH, L. & K.-D. TYMPNER (1971): Zur quantitativen Bestimmung von Serumproteinen nach Auflösung mit der Disk-Elektrophorese im Polyacrylamidgel. - Z. Klin. Chem. Klin. Biochem., 9: 405-410

SUKOPP, H. & P. MÜLLER (1976): Symposium über Veränderungen von Flora und Fauna in der Bundesrepublik Deutschland - Ergebnisse und Konsequenzen. - Schriftenr. f. Vegetationsk., 10: 401-409

SVED, J.A., REED, E. & W.F. BODMER (1967): The number of balanced polymorphisms that can be maintained in a natural population. - Genetics, 55: 469-481

SYNER, F.N. & M. GOODMAN (1966): Polymorphism of lactate dehydrogenase in Gelada Baboons. - Science, 151: 206-208

TABER, H.W. & F. SHERMAN (1964): Spectophotometric analyzers for disc electrophoresis studies of yeast cytochrome c. - Ann. N. Y. Acad. Sci., 121: 600-615

TAKAHASHI, S. (1969): Studies on acid phosphatase in the silk gland of the silkworm. 1. Electrophoretic analyses of acid phosphatase in the silk gland of Samia cynthia ricini. - Annot. Zool. Jap., 42: 1-7

TAKEO, K. (1970): Studies on the aldolase isozymes by the polyacrylamide gel disc elektrophoresis. - Comp. Biochem. Physiol., 32: 543-553

TAKEO, K. (1971): Methods of staining enzymic activities in disc electrophoresis. - Seibutsu butsuri Kagaku, 16: 1-7

TEMPLETON, A.R. & E.D. ROTHMAN (1974): Evolution in heterogeneous environments. - Am. Nat., 108: 409-428

THIELE, H.-U. & W. KOLBE (1962): Beziehungen zwischen bodenbewohnenden Käfern und Pflanzengesellschaften in Wäldern. - Pedobiol., 1: 157-173

THIELE, H.-U. (1964a): Experimentelle Untersuchungen über die Ursachen der Biotopbindung bei Carabiden. - Z. Morph. Ökol. Tiere, 53: 387-452

THIELE, H.U. (1964b): Ökologische Untersuchungen an bodenbewohnenden Coleopteren einer Heckenlandschaft. - Z. Morph. Ökol. Tiere, 53: 537-586

THIELE, H.U. (1968): Was bindet Laufkäfer an ihre Lebensräume? - Naturw. Rdsch., 21: 57-65

THIELE, H.-U. (1971): Die Steuerung der Jahresrhythmik von Carabiden durch exogene und endogene Faktoren. - Zool. Jb. Syst., 98: 341-371

THIELE, H.-U. (1974): Physiologisch-ökologische Studien an Laufkäfern zur Kausalanalyse ihrer Habitatbindung. - Verh. Ges. Ökologie, Saarbrücken 1973: 39-54

THIELE, H.-U. (1977): Carabid beetles in their environments. - Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York

THOME, M. (1976): Ökologische Kriterien zur Abgrenzung von Schadräumen in einem urbanen System - dargestellt am Beispiel der Stadt Saarbrücken. - Diss. Saarbrücken

THROCKMORTON, L.H. (1962): The use of biochemical characteristics for the study of problems of the taxonomy and evolution in the genus Drosophila. - Univ. Texas Publ., 6205: 415-487

TIESLER, E. (1969): Vertikale Säulenelektrophorese zur Trennung der sauren Erythrocytenphosphatasen. - Aerztl. Lab., 15: 328-333

TIETZE, F. (1977): Zur Ökologie und Faunistik der Carabidae (Coleoptera- Insecta) des Naturschutzgebietes "Selketal" (Bez. Halle). - Hercynia N. F., 14: 145-159

TRIPATHI, R.K. & S.E. DIXON (1969): Changes in some haemolymph dehydrogenase isozymes of the female honeybee, Apis mellifera L., during caste development. - Can. J. Zool., 47: 763-770

TURNER, B.J. (1973): Genetic divergence of Death Valley pupfish populations: species-specific esterases. - Comp. Biochem. Physiol., 46 B: 57-70

URBAN, J. (1969): Lactat-Dehydrogenase des Flußkrebses Orconectes limosus. Isolierung und Charakterisierung. - Hoope-Seyler's Z. Physiol. Chem., 350: 721-733

UTTER, F.M. & H.O. HODGINS (1972): Biochemical genetic variation at six loci in four stocks of Rainbow Trout. - Trans. Am. Fish. Soc., 101: 494-502

UTTER, F.M., ALLENDORF, F.W. & H.O. HODGINS (1973): Genetic variability and relationships in pacific salmon and related trout based on protein variations. - Syst. Zool., 22: 257-270

UTTER, F.M., HODGINS, H.O. & F.W. ALLENDORF (1974): Biochemical genetic studies of fishes potentialities and limitations. - Biochem. Biophys. Perspect. Marine Biol., Academic Press: 213-237

UTTER, F.M., ALLENDORF, F.W. & B. MAY (1976): The use of protein variation in the management of salmonid populations. - Trans. 41st North Am. Wildlife Nat. Res. Conf.

VAN ASPEREN, K. (1964): Biochemistry and genetics of esterases in houseflies (Musca domestica) with special reference to the development of resistence to organophosphorus compounds. - Entomologia exptl. appl., 7: 205-214

VAN ASPEREN, K., VAN MAZIJK, M. & F.J. OPPENOORTH (1965): Relation between electrophoretic esterase patterns and organophosphate resistence in Musca domestica. - Entomologia exptl. appl., 8: 163-174

VAN DER DRIFT, J. (1959): Field studies on the surface fauna of forests. - Bijdr. Dierk., 29: 79-103

VAN DER GEEST, L.P.S. (1968): Effect of diets on the haemolymph proteins of larvae of Pieris brassicae. - J. Insect Physiol., 14: 537-542

VESELL, E.S. & I.A. BRODY (1964): Biological applications of lactic dehydrogenase isozymes: Certain methodological considerations. - Ann. N. Y. Acad. Sci., 121: 544-559

VRIJENHOEK, R.C. (1972): Genetic relationships of unisexualhybrid fishes to their progenitors using lactate dehydrogenase isozymes as gene markers. - Am. Nat., 106: 754-766

WANG, C.-M. & R.L. PATTON (1968): The separation and characterization of the haemolymph proteins of several insects. - J. Insect. Physiol., 14: 1069-1075

WEBSTER, T.P., SELANDER, R.K. & S.Y. YANG (1972): Genetic variability and similarity in the Anolis lizards of Bimini. - Evolution, 26: 523-535

WEBSTER, T.P. & J.M. BURNS (1973): Dewlap color variation and electrophoretic detected sibling species in a Haitian lizard, Anolis brevirostris. - Evolution, 27: 368-377

WEINSTEIN, M.P. & R.W. YERGER (1976a): Protein taxonomy of the gulf of Mexico and Atlantic Ocean seatrouts, genus Cynoscion. - Fishery Bull., 74: 599-607

WEINSTEIN, M.P. & R.W. YERGER (1976b): Electrophoretic investigation of subpopulatuons of the seatrout, Cynoscion nebulosus, in the Gulf of Mexico and Atlantic coast of Florida. - Comp. Biochem. Physiol., 54 B: 97-102

WHITMORE, E. & L. GILBERT (1974): Haemolymph proteins and lipoproteins in Lepidoptera - a comparative study. - Comp. Biochem. Physiol., 47 B: 63-78

WHITT, G.S. (1970): Developmental genetics of the lactate dehydrogenase isozymes of fish. - J. Exptl. Zool., 175: 1-36

WHITT, G.S., CHILDERS, W.F. & T.E. WHEAT (1971): The inheritance of tissue-specific lactate dehydrogenase isozymes in interspecific bass (Micropterus) hybrids. - Biochem. Genet., 5: 257-273

WHITT, G.S., SHAKLEE, J.B. & C.L.MARKERT (1975): Evolution of the lactate dehydrogenase isozymes of fishes. -Isozymes, 4, Genetics and evolution, New York - London

WILLIAMS, D.E. & R.A. REISFELD (1964): Disc Electrophoresis in polyacrylamide gels: Extension to new conditions of pH and buffer. - Ann. N. Y. Acad. Sci., 121: 372-381

WILLIAMS, G. (1959): Seasonal and diurnal activity of Carabidae, with particular reference to Nebria, Notiophilus and Feronia. - Journ. Anim. Ecol., 28: 309-330

WILSON, E.O. & W.H. BOSSERT (1973): Einführung in die Populationsbiologie. - Heidelberger Taschenbücher

WRIGHT, T.R.F. (1963): The genetics of an esterase in Drosophila melanogaster. - Genetics, 48: 787-801

WRIGHT, T.R.F. (1971): The genetic control of an esterase in Drosophila melanogaster. - Am. Zool., 11: 476

YOSHITAKE, N. (1963): On the esterase types in the mid-gut of the silkworm, Bombyx mori L. - J. Sericult. Sci. Japan., 32: 285-291

YOSHITAKE, N. & M. AKIYAMA (1964): Genetical studies on the acid-phosphatase in the blood of the silkworm, Bombyx mori L. - Jap. J. Genet., 39: 26-30

ZIMMERMANN, E.G., HART, B.J. & C.W. KILPATRICK (1975): Biochemical genetics of the truei and boylei groups of the genus Peromyscus. - Comp. Biochem. Physiol., 52 B: 541-545

ZOUROS, E., TSAKAS, S. & C.B. KRIMBAS (1968): The genetics of Dacus oleae. II. The genetics of two adult esterases. - Genet. Res., 12: 1-9

Lebenslauf

Hartmut Steiniger
Hartmannstraße 10
D-8700 Würzburg
29.IV.1945 in Dettelbach geboren

Eltern	Vater: Prof. Dr. Fritz Steiniger Mutter: Gertrud Steiniger, geb. Bieleit
1952 - 1956	Volksschule in Würzburg
1956 - 1964	Röntgen-Gymnasium Würzburg bis zur Mittleren Reife
1965 - 1970	Kaufm. Angestellter bei Firma Continental G.m.b.H., Niederlassung Würzburg
1967 - 1970	Städt. Abendgymnasium Würzburg
Juni 1970	Ablegung der Reifeprüfung am Städt. Abendgymnasium Würzburg
1970 - 1974	Studium der Biologie an der Universität Würzburg
1974 - 1976	Studium der Geographie und der Biologie an der Universität des Saarlandes
Mai 1974	Wissenschaftlicher Mitarbeiter am Geographischen Institut der Universität des Saarlandes, Abteilung Biogeographie
Herbst 1975	Vergabe des vorliegenden Dissertationsthemas durch Prof. Dr. Paul Müller
11.I.1978	Antrag auf Zulassung zum Promotionsverfahren an der Universität des Saarlandes, Philosophische Fakultät